



UNIVERSIDAD
DE LOS ANDES
MÉRIDA VENEZUELA

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA



**DISTRIBUCIÓN Y MORFOLOGÍA DE ROSETAS CAULESCENTES EN EL PÁRAMO
DE SAN JOSÉ, ESTADO MÉRIDA, VENEZUELA.**

CLAUDIA A. SILVA C.

MÉRIDA – VENEZUELA

2010

Universidad de Los Andes

Facultad de Ciencias

Departamento de Biología

**DISTRIBUCIÓN Y MORFOLOGÍA DE ROSETAS CAULESCENTES EN EL PÁRAMO
DE SAN JOSÉ, ESTADO MÉRIDA, VENEZUELA.**

Trabajo Especial de Grado para optar al título de Licenciada en Biología

Autor: Claudia Andreina Silva Contreras

Tutor: Dra. Teresa Schwarzkopf

Co-Tutor: MSc. Raphaël Dulhostë

Mérida – Venezuela

2010



INFORME DEL JURADO NOMBRADO POR EL CONSEJO DE LA FACULTAD DE CIENCIAS DE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES PARA CONSIDERAR EL TRABAJO ESPECIAL DE GRADO DE LA BACHILLER

CLAUDIA ANDREINA SILVA CONTRERAS

En Mérida a los veintitrés días del mes de junio de 2010, a las 4:00 p.m. se reunieron los Profesores: Teresa Schwarzkopf (tutora), Luis Daniel Llambi y Benito Briceño, de la Facultad de Ciencias, miembros del jurado nombrado por el Consejo de la Facultad de Ciencias, para revisar el Trabajo Especial de Grado que sobre el tema: "**Distribución y Morfología de rosetas caulescentes en el Páramo de San José, Estado Mérida, Venezuela**" presentado por la Bachiller **CLAUDIA ANDREINA SILVA CONTRERAS**, titular de la Cédula de Identidad N° V- 16.604.091 para optar al título de:

LICENCIADA EN BIOLOGÍA

en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes. Acto seguido se procedió a oír la exposición que sobre el tema arriba mencionado realizó la Bachiller **CLAUDIA ANDREINA SILVA CONTRERAS**

Después del correspondiente interrogatorio, el Jurado procedió a deliberar sobre la calificación del trabajo sometido a su consideración.

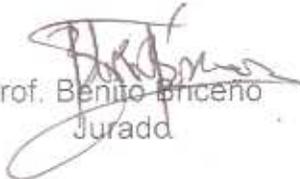
Finalmente el Jurado lo declaró aprobado con la calificación de diecinueve (19) puntos y recomendado para su publicación.


Prof. Teresa Schwarzkopf
Tutora




Prof. Raphael Dulhoste
Cotutor


Prof. Luis Daniel Llambi
Jurado


Prof. Benito Briceño
Jurado

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

**ESTE TRABAJO HA SIDO REALIZADO EN EL INSTITUTO DE CIENCIAS
AMBIENTALES Y ECOLÓGICAS BAJO LA DIRECCIÓN DE LA DRA. TERESA
SCHWARZKOPF Y EL RAPHAËL DULHOSTË.**

A **DIOS** todopoderoso por colmar mi vida de infinitas bendiciones

A mi **PAPÁ Nepo** por iluminar mi camino, por ser mi guía, esa lucecita divina que siempre me acompaña.

A mi **MAMI Alba** por ser mi ejemplo y modelo a seguir, por estar a mi lado, por aconsejarme, apoyarme y ayudarme incansablemente a lograr mis metas.

A **Mi Amor Lindo Carlos Alberto** por llegar a mi vida en el mejor momento, por darme el amor más incondicional y sincero que jamás imagine conocer, por ayudarme y brindarme ánimo durante esta etapa de mi vida

Sencillamente son las mejores personas que he tenido la dicha de conocer.

Los amo!!!

AGRADECIMIENTOS

A Dios todopoderoso, la santísima Virgen, y el Dr. José Gregorio Hernández por darme la vida, la salud y la capacidad para alcanzar esta meta.

A mis padres, **Nepo Silva y Alba Contreras** a ustedes les debo este logro! Gracias Mami por tu incondicionalidad, por tu apoyo por tener siempre una palabra de aliento y una frase bonita cada vez que la necesito y a ti Papá aunque físicamente no estés presente sé que espiritualmente lo has estado siempre.

A mis hermanitos: **José Ramón, Yuri Carolina, José Luis y Franklin Gustavo**, por estar siempre a mi lado, por confiar en mí, que este logro les sirva de ejemplo y los motive a seguir luchando por sus sueños.

A **José Luis Rojas Mónoga**, mi padrastro por su ayuda y buenos consejos.

A Mi Amor lindo **Carlos Alberto**, sin ti todo hubiese sido muy difícil, gracias por ayudarme, brindarme tanto apoyo, motivarme a seguir luchando, por no dejarme flaquear, por estar siempre dispuesto a colaborarme, y por luchar a mi lado.

A mis tutores **Teresa Schwarzkopf y Raphaël Dulhosté** ("Mis papás académicos" así les digo yo), por cumplir con ese fuerte rol de ser tutor, por su ayuda durante el desarrollo de este trabajo, por sus numerosas correcciones, sobre todo esos comentarios tan extensos que bastante me sirvieron para mejorar mi escrito, y por los consejos que me impulsaron a culminar. Más que tutores los considero mis amigos!!!

Al Prof. **Benito Briceño**, por ser uno de mis primeros profesores, por enseñarme lo bonito de la Biología (LAS PLANTAS), y por ayudarme a mejorar mi escrito. Profe le guardo una admiración y un respeto invaluable!

Al Prof. **Luis Daniel Llambí**, gracias por aportar valiosas sugerencias y extensísimos comentarios sobre mi trabajo, valió la pena tomarlos con mucha seriedad ya que hicieron que mi escrito cobraría mayor solidez. Mil gracias!

A mis profesores: **Anairamíz Aranguren, Fermín Rada, Carlos García, y Dimas Acevedo**, por contribuir con mi formación académica durante la opción.

A mis amigos y compañeros de campo **Eloy Torres, Williams** (con "s") **Dugarte** y a mi amigaceae **Erika Rodríguez "Erikaceae"** por su compañía y ayuda durante los censos de vegetación; al principio parecía interminable, pero lo logramos! Siempre les estaré agradecida.

A mis grandes amigos de la facu: **Lorena Blanco, Romina Ruiz, Carla Contreras, Yetsenia Sánchez y Rafael Pacheco**, conocerlos fue una dicha, compartir inolvidables momentos y hasta viajes con ustedes lo máximo. Gracias por la amistad y por tooodos los favores durante la carrera.

AGRADECIMIENTOS

A mis amigos los Ing. **Carlos Flores** y **Adelis Barrios**, su compañía hasta el amanecer fue valiosa para que terminara de pasar los datos, gracias por esos gratos momentos que compartimos.

A toda mi familia, por su cariño y ese ánimo que me daba fuerzas para continuar, especialmente a mi **Tía Eusebia** y mis primas **Teresa** y **Katherine "Kata"** por estar siempre pendiente.

A **Arismar Rosales** "Mi cuña" (Usted si que sabe la cantidad de noches enteras que trabaje para culminar esta tesis) gracias por sus consejos y por estar pendiente cada vez que llegaba de campo, sobre todo por la presión que ejercía sobre mí para que mínimo hiciera 10 parcelas por día.

A la Sra. **Marleny Quintero** por ser mi segunda mamá, por abrirme las puertas de su casa y ayudarme durante la etapa final de mi carrera.

A la Sra. **Irma Medina de Quintero**, por su cariño y ayuda incondicional.

A la Profesora **Victoria Escalante "Vito"**, siempre pendiente de mi, de mis estudios, de mis notas; gracias por brindarme su amistad, motivación y ayuda incondicional.

A **Sioly "Siolyta"** (la secre del departamento), por siempre sacarme de apuros y por orientarme cada vez que tenía que hacer un trámite en la facu.

A todo el personal docente y administrativo del ICAE, agradezco la colaboración brindada para la realización de este trabajo, especialmente a **Nancy** (la secre) y **Zulay "Zulyta"** (La técnico del lab.), por su cariño.

Finalmente y no por ello de menor importancia al exuberante y mágico **Páramo de "San José"**; realmente un verdadero mosaico de plantas que brinda la oportunidad de estudiar sin límites su maravilloso mundo.

A todas aquellas personas que de una u otra manera contribuyeron y me ayudaron durante la carrera y principalmente durante la realización de este trabajo y que por motivos de espacio no menciono (PORQUE CAPAZ Y PIENSAN QUE ESTA ES OTRA SECCIÓN DE LA TESIS)...

...Mil Gracias!!!

Claudia

ÍNDICE

I. Introducción	1
El ambiente páramo	1
Gradientes altitudinales	3
Las rosetas caulescentes como estrategia adaptativa	5
Planteamiento del problema	11
Justificación	12
Hipótesis	13
Objetivo general	14
Objetivos específicos	14
II. Materiales y Métodos	15
Área de estudio	15
Localización geográfica	15
Geología	15
Relieve	15
Suelos	15
Clima	15
Vegetación	16
Intervención antrópica	16
Descripción de las especies	16
Métodos utilizados	20
Trabajo de campo	20
Trabajo de laboratorio	20
Determinación del área foliar (LA) y área foliar específica (SLA)	20
Determinación de las propiedades ópticas de las hojas	21
Análisis de los datos	21
III. Resultados	22
Parte I. Distribución de las especies	22
I.-A Distribución con respecto a la altitud y forma de la ladera	22
Regresiones múltiples	22
I.-B Relaciones entre el diámetro y la altura de las rosetas con la latitud y la vertiente	25
I.-C Estructuras de tamaño respecto a la altitud y a la vertiente	27
Parte II. Características morfológicas de las especies	30
II.-A Área foliar, área foliar específica y propiedades ópticas	30

IV. Discusión	33
V. Referencias bibliográficas	40

Índice de figuras

Número	Título	Página
1	Esquema de un corte idealizado de Los Andes de Venezuela en el cual se representan las vertientes húmedas y secas.	3
2	Ubicación relativa del área de estudio.	15
3	Especies de rosetas caulescentes encontradas en el Páramo de San José, Estado Mérida, Venezuela: (a) <i>Espeletia schultzii</i> (b) <i>Espeletiopsis angustifolia</i> .	18
4	Especies de rosetas caulescentes encontradas en el Páramo de San José, Estado Mérida, Venezuela: (a) <i>Ruilopezia atropurpurea</i> (b) <i>Ruilopezia lindenii</i> .	19
5	Número de individuos por especie encontrados a lo largo del gradiente altitudinal en ambas vertientes.	22
6	Relación del diámetro y la altura de la roseta en <i>Espeletia schultzii</i> en los dos puntos altitudinales de la vertiente seca en los que está presente: (a) 3100 m, (b) 3200 m.	25
7	Relación del diámetro y la altura de la roseta en <i>Espeletia schultzii</i> en los dos puntos altitudinales donde se encuentra en la vertiente húmeda: (a) 3100 m, (b) 3200 m.	26
8	Distribución del número de individuos de las especies censadas en función de la altura de la roseta (cm) en las diferentes altitudes y vertientes: (a) <i>Espeletia schultzii</i> , (b) <i>Espeletiopsis angustifolia</i> , (c) <i>Ruilopezia atropurpurea</i> , (d) <i>Ruilopezia lindenii</i> .	29

Índice de tablas

Número	Título	Página
1	Características morfológicas de las especies estudiadas.	17
2	Valores de t y significancia estadística ($P < 0,01$) derivados de las regresiones múltiples, llevadas a cabo entre los valores de número de individuos y las variables ambientales determinadas en campo.	23
3	Número de individuos promedio por parcela y error estándar por situación de acuerdo con la vertiente, altitud y forma de la ladera.	24
4	Promedio y error estándar del área foliar, área foliar específica y de las propiedades ópticas de las hojas (reflectancia, transmitancia y absorbancia) medida en hojas de las especies más abundantes en ambas vertientes y a lo largo del gradiente altitudinal.	32

I. INTRODUCCIÓN

A continuación se presentan los fundamentos teóricos principales, a partir de los cuales se formulan las hipótesis que se plantearon con la finalidad de dar respuesta a las interrogantes que surgen en relación con la distribución y morfología de las rosetas caulescentes en gradientes altitudinales con exposición contrastante al sur de la Sierra Nevada, específicamente en el páramo de San José, asimismo se mencionan cada uno de los objetivos propuestos para llevar a cabo este estudio. En principio se pretende introducir al lector en el ecosistema páramo, dando una visión general del mismo, destacando sus características climáticas más importantes, para luego hacer mención a la importancia de los gradientes altitudinales en el análisis de las condiciones ambientales particularmente en la distribución de las especies vegetales pertenecientes a la alta montaña tropical. Finalmente se presentan las formas de vida de rosetas y sus adaptaciones al ambiente páramo, haciendo especial énfasis en las rosetas caulescentes por ser objeto de estudio en la presente investigación.

El ambiente páramo

En Los Andes húmedos ecuatoriales, el ecosistema páramo se extiende por las regiones más elevadas de Venezuela, Colombia, y Ecuador con algunas ramificaciones hacia el norte en Costa Rica y Panamá y hacia el sur en el norte de Perú. Sus límites latitudinales alcanzan desde los 11° de latitud N en el Macizo de Santa Marta, Colombia (Monasterio, 1980a) hasta 8° de latitud S en el norte de Perú (Cuatrecasas, 1968). En Venezuela los páramos ocupan una amplia región ubicada en los estados Mérida, Táchira, Trujillo y en pequeñas franjas en los estados Lara, Barinas y Zulia (Monasterio, 1980a). En general, aparece por encima del límite de crecimiento arbóreo, alrededor de los 3000 m y su límite superior se halla en el torno de las nieves perpetuas entre 4500 y 4800 m (Ataroff y Sarmiento, 2004; Monasterio y Molinillo, 2003). Localmente, en las vertientes más secas se pueden presentar a 2800 m y en las más húmedas por arriba de los 3400 m (Briceño y Morillo, 2002). Sin embargo, estos límites son bastante dinámicos, especialmente donde la línea de árboles ha sido eliminada por actividad humana, o en sitios donde el bosque aparece en forma de parches o está totalmente ausente como consecuencia de la baja precipitación (Smith, 1994).

Los páramos presentan condiciones climáticas muy especiales que determinan las especies que se establecen en estos ecosistemas. Debido a que el páramo está representado por una variedad de caracteres geográficos, geomorfológicos, climáticos, fisionómicos y florísticos, no existe una definición simple para este ecosistema (Azócar y Rada, 2006). Con respecto al clima de la región de páramos de la zona andina venezolana, es preciso señalar que según la clasificación de Köppen, corresponde al tipo H, fríos de alta montaña tropical; siendo éste condicionado por la orografía y su influencia sobre la radiación incidente, la nubosidad, el gradiente térmico altitudinal, los vientos locales y las precipitaciones (Monasterio y Molinillo, 2003). Entre las características climáticas más importantes tenemos: Una pequeña variación térmica anual, y una gran amplitud en los cambios de temperatura diaria, descrito por Hedberg (1964) como un clima en el que “es invierno cada noche y verano cada día”; las temperaturas son predominantemente bajas, con un promedio anual de 7 °C a 3500 m; heladas nocturnas durante la época de sequía, las cuales aumentan en frecuencia con la altitud (Lauer, 1979); es característico en la alta montaña tropical, una tasa de disminución de temperatura, alrededor de 6 °C por cada 1000 m de desnivel (Azócar y Rada, 2006). En Venezuela se presenta estacionalidad en las precipitaciones, con patrones unimodales (patrón llanero) con los mínimos valores entre diciembre y abril, y bimodales (patrón lacustre) con dos máximos en precipitaciones, el primero entre abril y mayo, y el segundo entre septiembre y octubre. Estos patrones, presentan una estación seca muy bien definida con una precipitación que alcanza desde

650 mm en el extremo seco, hasta 1800 mm en el húmedo. Por otra parte y de manera específica Monasterio y Reyes (1980) presentaron datos sobre el clima de la estación La Aguada del Sistema Teleférico de Mérida, denominándola a su vez como el páramo más húmedo de Los Andes de Venezuela con una precipitación anual de 1811 mm. Esto determina tanto la existencia de páramos secos y húmedos, con importantes diferencias en su composición (Azócar y Fariñas, 2003; Ataroff y Sarmiento, 2004).

En este sentido vale resaltar los páramos pertenecientes a la zona sur de la cordillera de Mérida, entre los que destaca el Páramo de San José, caracterizado por ser uno de los páramos secos y bajos de la cordillera, el cual constituye un área interesante de estudio, debido a su ubicación en zonas límites y de contacto con los diferentes elementos que influyen en la formación y establecimiento de la vegetación característica del ecosistema páramo (Sodja, 2001). El páramo de San José se ubica al margen izquierdo de la cuenca media del río Chama, en una extensa cordillera de 90 km de longitud que recorre desde la Sierra Nevada de Mérida hasta el páramo de Guaraque, donde comparte con las cumbres: El Trigal, Don Pedro, Moscosoz, páramo de Aricagua, páramo Las Coloradas, páramo Mucuquí, Río Negro y San Francisco (Jahn, 1931).

Con respecto a la clasificación de la formación de los páramos venezolanos, Monasterio (1980b) los agrupa en seis clases distintas: Páramo Desértico Altiandino, Bosque Altiandino de *Polylepys sericea*, Páramo Andino, Pajonal Paramero Andino, Pastizal Paramero Andino y Bosque Paramero Andino. Dependiendo de los factores ambientales en los páramos venezolanos, los páramos pueden variar desde un rosetal casi puro de *Espeletia sp.*, rosetales-arbustales, rosetales-pajonales hasta un arbustal, (Monasterio, 1980b; Monasterio y Molinillo, 2003; Ataroff y Sarmiento, 2004). Es preciso destacar que no existe unanimidad en la nomenclatura de tipos de vegetación de páramo, no obstante, para la zonificación altitudinal, la división más aceptada es la que propone Cuatrecasas, quien divide al páramo desde el punto de vista de la vegetación y la flora en tres subpisos: subpáramo, páramo y superpáramo. Según Cuatrecasas (1958) el páramo propiamente dicho, se caracteriza principalmente por presentar gramíneas fasciculadas de los géneros *Calamagrostis* y *Festuca*, así como también por las formas "Caulirrosulas" de muchas *Espeletias*. Es un piso de grandes endemismos genéricos y específicos, destacándose la gran diversificación de *Espeletia*.

En cuanto a la importancia de los páramos es necesario señalar que además de presentar alta biodiversidad, proporcionan importantes servicios ambientales que derivan de sus características geomorfológicas, hidrológicas y bióticas, tales como la captación de agua y regulación de su flujo, así como también el almacenamiento de carbono, especialmente en el suelo, reduciendo el efecto del calentamiento global (Hofstede, 2003).

Cabe señalar que el grado de endemismo dentro del ecosistema páramo es alto, y su flora desarrolla estrategias y formas de vida espectaculares como las rosetas gigantes del género *Espeletia* Mutis ex Humb & Bonpl, *Coespeletia* Cuatrec., *Espeletopsis* Cuatrec. y *Ruilopezia* Cuatrec., tal y como lo señalan Briceño y Morillo (2002) para el páramo de Venezuela, donde aproximadamente una de cada tres especies es endémica. Este endemismo local está mayormente asociado a especies encontradas en ambientes fragmentados y topográficamente complejos (Kessler, 2002). La cobertura vegetal es menos densa que la que se encuentra presente en los ecosistemas de menor altitud e incluye una gran diversidad de formaciones vegetales, convirtiéndolo así en un ambiente de suma importancia desde el punto de vista florístico.

Además de las condiciones térmicas, la vegetación en la alta montaña tropical está influenciada por otras variables ambientales que varían con la altitud como lo son la radiación y la disminución de la presión parcial de CO₂ atmosférico (Hofstede, 2003; Márquez, 2002). En este

sentido, los páramos son considerados también de gran valor debido a que las especies vegetales que habitan en este ecosistema han desarrollado mecanismos de adaptación que les permiten soportar condiciones ambientales extremas (Squeo *et al*, 1991; Azócar y Rada, 2006). Según Azócar y Rada (2006), la habilidad de las plantas para responder a las condiciones medioambientales del páramo han sido adquiridas por medio de tres formas principales: (i) adaptaciones evolutivas o filogenéticas, (ii) modificaciones ontogénicas y (iii) ajuste reversible o modulación. Es así como estas características han permitido clasificar a las especies vegetales en grupos funcionales.

Gradientes altitudinales

Una característica de la alta montaña es la zonación de las especies y formaciones vegetales dentro de límites altitudinales más o menos precisos (Hastenrath, 1979; Monasterio, 1980b; Sarmiento, 1987; Silva, 2002; Becker *et al*, 2007). Es por ello que los gradientes altitudinales han sido empleados, durante largo tiempo, en el análisis de las condiciones ambientales en la distribución de las especies vegetales en ecosistemas de montaña. El gradiente de mayor importancia del páramo andino es el altotérmico; según Sarmiento (1987) es uno de los principales factores determinantes de la distribución de la vegetación. Sin embargo, contrario a lo que pudiera esperarse, esta variabilidad altitudinal, lejos de ser continua como el gradiente térmico, forma cinturones o pisos separados por características estructurales y funcionales determinadas probablemente por umbrales críticos en las temperaturas (Sarmiento, 1987). Algunos ejemplos se corresponden con el límite altitudinal superior de los bosques húmedos montanos, el límite de crecimiento arbóreo o el límite de vegetación. Sarmiento (1987) señala que estos límites están determinados por una combinación de factores ambientales que inciden sobre el balance hídrico, térmico y fotosintético, no obstante, la temperatura cumple siempre un rol de primer orden.

Como complemento ilustrativo de lo antes expuesto, se presenta el esquema idealizado de Los Andes de Venezuela realizado por Ataroff y Sarmiento (2004), el cual muestra las principales unidades ecológicas tanto para vertientes húmedas como para vertientes secas. Se observa la respuesta de la vegetación al gradiente altotérmico a través de las sucesivas formaciones vegetales que acompañan el aumento de la altitud.

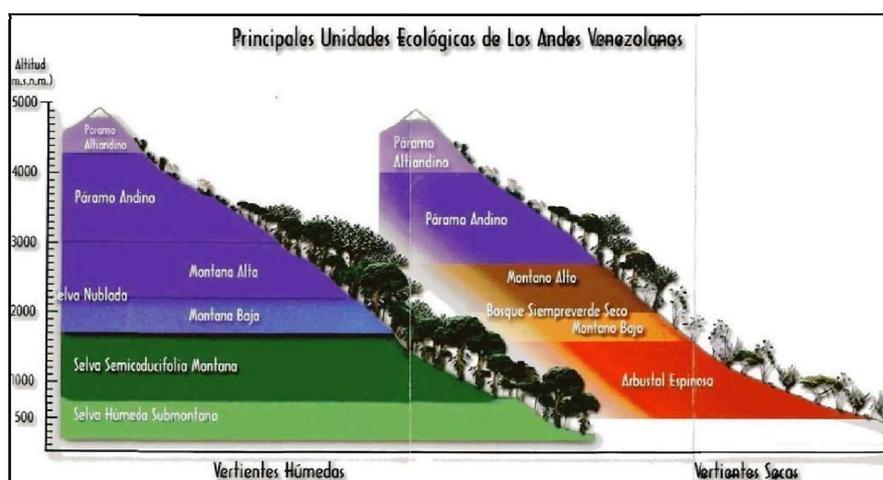


Figura 1. Esquema de un corte idealizado de Los Andes de Venezuela en el cual se representan las vertientes húmedas y secas (Tomado de Ataroff y Sarmiento, 2004).

Otro gradiente altitudinal que exhibe algunas características que son comunes a todas las montañas es el de radiación, en el cual los flujos de radiación solar incrementan con la altitud. Otra característica común de la radiación en altas elevaciones es la pequeña fracción de radiación difusa (Azócar y Rada, 2006) y el aumento de la radiación UV-B.

El estudio de la respuesta de la vegetación a lo largo de gradientes altitudinales, es una oportunidad de trabajar con cambios ambientales de gran magnitud en distancias relativamente cortas (Alvizu, 2004). Son muchos los trabajos realizados a lo largo de gradientes altitudinales para los páramos de Venezuela que se podrían citar, sin embargo, para efectos de la presente investigación se mencionan los más relevantes:

Baruch (1979), calculó y comparó el intercambio de dióxido de carbono, relaciones hídricas, y algunos caracteres morfo-anatómicos entre tres poblaciones altitudinales de *Espeletia schultzii* en la Sierra Nevada de Mérida en un gradiente comprendido entre 3450 m y 4200 m. Este autor señala que la pubescencia y el grueso de las hojas pueden ayudar a controlar la temperatura foliar incrementando el albedo y la capacidad de calor. Indica además que las tasas fotosintéticas obtenidas en el campo, usando $^{14}\text{CO}_2$ en hojas maduras fueron relativamente bajas y que tanto la pubescencia como la densidad de las hojas probablemente tienen efectos negativos en la fotosíntesis por la disminución de la radiación fotosintéticamente activa (PAR). Por otra parte encuentra que las poblaciones de *E. schultzii* son diferenciadas más a fondo por el grado de resistencia a la sequía, la población ubicada en el punto altitudinal más elevado es la más resistente. Finalmente reporta que entre las poblaciones, las diferencias en pubescencia, densidad y grueso de la hoja se mantienen incluso bajo condiciones uniformes de laboratorio.

Alvizu (2004), estudió la complejidad y respuesta funcional de la vegetación de páramo a lo largo de gradientes altitudinales, los cuales estaban ubicados en vertientes diferentes, encontrando cambios importantes en la riqueza, la complejidad y la composición florística en dos gradientes altitudinales, donde a partir de cierta altitud disminuye abruptamente el número de especies, siendo el índice de dicha composición similar en los extremos de ambos gradientes recorriendo trayectorias diferentes a medida que se asciende en altitud.

Con este estudio se deja abierta la posibilidad de investigar otras variables que podrían aclarar si existen especies que difieren en su óptimo altitudinal. Es así como Hernández (2006), estimó y modeló espacialmente la importancia numérica y la distribución de las especies vegetales en un gradiente altitudinal, encontrando que existen diferencias en el óptimo altitudinal en los distintos estadios de las rosetas caulescentes.

Sin embargo, habiéndose estudiado la distribución de seis especies vegetales incluyendo *Espeletia schultzii*, en un gradiente altitudinal, queda preguntarse el efecto que ejercen los factores ambientales sobre la distribución de todas las formas de vida de plantas. A esta y otras muchas interrogantes da respuesta Arzac (2008), quien evaluó el efecto que ejercen los factores ambientales tales como: altitud, pendiente y exposición sobre la distribución de formas de vida de plantas en un gradiente altotérmico comprendido entre los 3300 m y 3550 m de altitud. Conjuntamente, estimó la importancia de cada factor ambiental y modeló espacialmente la distribución de las formas de vida y su posible patrón de distribución bajo escenarios de cambio climático, encontrando un cambio gradual en el óptimo de distribución altitudinal de las diferentes formas de vida seleccionadas. Indica este autor específicamente para las rosetas caulescentes, que las pubescentes y glabras tienden a tener mayor abundancia a 3500 m de altitud y 3400 m de altitud, respectivamente. Por otra parte señala que la característica distintiva entre ambas rosetas caulescentes, en cuanto a su distribución en el área de estudio, es la exposición en la cual se establecen; indicando que las rosetas caulescentes pubescentes se encuentran preferencialmente en laderas de exposición Oeste y las rosetas

caulescentes glabras en laderas de exposición Noroeste. Asimismo destaca que en laderas Oeste se presentan los valores de radiación solar mayores que las Noroeste durante el día. De esta manera el autor concluye que las rosetas caulescentes pubescentes pudieran estar mejor adaptadas a bajas temperaturas y elevada radiación en comparación con las rosetas caulescentes glabras, por este motivo tienen la capacidad de establecerse en altitudes mayores y en laderas de exposición Oeste (temperaturas inferiores). Cabe destacar que Arzac (2008) encuentra en arbustos, una disminución del tamaño de la lámina foliar en función del incremento en altitud.

Briceño *et al* (2000), estudiaron características anatómicas, morfológicas y fisiológicas en dos especies del género *Lupinus*, y encontraron importantes diferencias en las variables medidas, entre las que destaca la disminución de la altura de la planta y el tamaño de la hoja con el aumento de la altitud. Además, destacan que el tamaño foliar claramente separa las plantas que crecen en áreas por debajo de 3000 m (sin congelamiento nocturno), de las que crecen a grandes altitudes, en donde generalmente son más pequeñas. “Esto sugiere que, en estas regiones, las hojas pequeñas son respuestas a bajas temperaturas y estrés hídrico, el cual puede inducir modificaciones externas e internas consideradas como características xeromórficas” (Briceño *et al*, 2000). En este caso, hacen énfasis a las variables morfológicas recalcando los cambios de las mismas a lo largo de un gradiente altitudinal.

Márquez (2002), estudió en gramíneas las rutas metabólicas y los diferentes mecanismos de resistencia a bajas temperaturas en un gradiente altitudinal entre los 2500 m y 4200 m encontrando que, hay un predominio de especies C3 hacia las partes altas del gradiente, mientras que las especies C4 se distribuyen en las partes más bajas. Con respecto a los mecanismos de resistencia, todas las especies presentaron una baja capacidad de sobreenfriamiento, pero temperaturas de daño del tejido foliar muy negativas.

Siguiendo con los estudios de mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas Goldstein *et al* (1985), investigaron la capacidad de sobreenfriamiento y daño por congelamiento en distintas especies del género *Espeletia*, encontrando que el punto de inicio del congelamiento se hace más negativo a medida que se asciende en un gradiente altitudinal entre 2850 m y 4200 m. Con estos resultados se crea la posibilidad de estudiar dicho mecanismo, pero con mayor especificidad, es decir, estudiando especies pertenecientes al género *Espeletia*. De esta manera, Rada *et al* (1987), estudiaron el sobreenfriamiento y la temperatura de daño en cinco poblaciones de *Espeletia schultzii* bajo diferentes regímenes de temperatura, encontrando que ambas variables disminuyen a medida que se incrementa la altitud.

Cabe destacar que los estudios en gradientes altitudinales no sólo han sido en variables ambientales y morfológicas, sino que también se han llevado a cabo con variables fisiológicas. En este sentido, Rada *et al* (1998), estudiaron el intercambio de gases en *Espeletia schultzii* hallando diferencias significativas en las tasas de asimilación, cuyos valores disminuyen a medida que se asciende desde los 2950 m hasta los 4200 m.

Las rosetas caulescentes como estrategia adaptativa

Según Hedberg (1964), la forma de vida se refiere a la forma de crecimiento de una planta, la cual presenta rasgos característicos que pueden ser tomados como adaptaciones a su hábitat. Según Azócar y Rada (2006), la forma de crecimiento es un plan en tanto que la forma de vida es el resultado de la interrelación entre éste y el ambiente. En general, todas las especies de plantas vasculares que predominan en el ecosistema páramo pertenecen a uno de los cinco grupos o formas de vida propuestas por Hedberg (1964): arbustos, gramíneas perennes en macollas, cojines, rosetas

acaules y rosetas caulescentes. Esta última, descrita por muchos autores como característica y dominante de la alta montaña tropical húmeda (Azócar y Rada, 2006). Cabe señalar que existen otras formas de vida en el páramo como las hierbas no graminoides que no se mencionan en Hedberg (1964). A continuación se presentan las principales características de las diferentes formas de vida propuestas por Hedberg (1964), con énfasis en las rosetas caulescentes por ser objeto de este estudio:

Hierbas en macolla

Su característica principal es una macolla muy densa, en la cual las hojas muertas permanecen unidas a la planta durante largo tiempo otorgándole una coloración marrón. Pertenecen a esta forma de vida la mayoría de las gramíneas del páramo, ciperáceas e iridáceas (Azócar y Fariñas, 2003; Azócar y Rada, 2006).

Cojines

Presentan tallos con abundantes y densas ramificaciones de entrenudos muy cortos, extenso sistema radical, gran cantidad de raicillas lo que les confiere una estructura compacta, cuya principal ventaja radica en la alta capacidad de almacenamiento de agua y nutrientes (Hedberg, 1964; Sarmiento, 1987).

Arbustos esclerófilos

Hedberg (1964) sugiere que en los arbustos del páramo, el escleromorfismo puede ser una consecuencia de la restricción foliar por bajas temperaturas. Son plantas tolerantes a las bajas temperaturas, de manera que sus tallos, hojas y yemas están expuestas a las fluctuaciones térmicas ambientales y, por lo tanto, tienen que enfrentar el congelamiento prácticamente cada noche del año (Azócar y Fariñas, 2003).

Rosetas acaules

Es distintivo de esta forma de vida su reducido tallo y un ciclo de vida corto. Parecen combinar dos diferentes modelos de adaptación: hábito acaulescente, interpretado como un mecanismo para resistir el déficit hídrico; por otra parte, el grueso rizoma y raíz tuberosa, pueden considerarse como adaptaciones para resistir el estrés mecánico producido por la solifluxión (Hedberg, 1964; Azócar y Fariñas, 2003).

Rosetas caulescentes

Las rosetas caulescentes, objeto de la presente investigación y la forma de vida más estudiada en el páramo andino, se corresponden con la forma de crecimiento sobre un único tallo, la cual ha evolucionado independientemente en las distintas montañas tropicales del mundo: *Espeletia* y *Puya* en los Andes, *Senecio* y *Lobelia* en las montañas de África ecuatorial, *Argyroxiphium* en los volcanes de Hawai, *Cyathea*, un helecho arbóreo en Nueva Guinea y *Echium* en las Islas Canarias. Esta gran convergencia morfológica en regiones geográficamente aisladas sugiere que esta forma representa una solución adaptativa a las presiones selectivas presentes en estos ambientes. Una variedad de adaptaciones, morfológicas y fisiológicas, parecen ser críticas en la evolución convergente hacia esta forma de vida especializada en tales áreas del mundo (Azócar y Rada, 2006).

Actualmente, en los páramos de Venezuela, la forma de crecimiento en roseta está representada fundamentalmente, por los géneros: *Espeletia*, *Ruilopezia*, *Coespeletia*, entre otros. Otros congéneres de forma arbórea *Libanothamnus* Ernst (Azócar y Rada, 2006) muestran la intensa diversificación de esta forma de vida. Estas plantas son un elemento distintivo de los páramos y ocupan una amplia variedad de hábitats, que van desde suelos rocosos con grandes pendientes, a suelos ricos en valles y terrazas (Baruch y Smith, 1979). Cuatrecasas (1976) propone una nueva clasificación para las especies del antiguo género *Espeletia* basado en características morfológicas y anatómicas, estableciendo una nueva subtribu denominada Espeletiinae, la cual agrupa rosetas caulescentes y árboles, esta subtribu está compuesta por siete géneros que habitan las regiones altas y frías de Los Andes septentrionales en Colombia y Venezuela con una especie que entra al norte de Ecuador. Algunos de los géneros de rosetas caulescentes que componen dicha subtribu se describen a continuación:

El género *Espeletia* Mutis ex Humb & Bonpl, es uno de los mejores ejemplos de diversificación y radiación adaptativa en un ambiente reciente (Monasterio y Sarmiento, 1991) contiene 63 especies endémicas en la Cordillera de Mérida (Azócar y Rada, 2006). El género está constituido, principalmente, por rosetas caulescentes gigantes y rosetas sésiles (Azócar y Rada, 2006). Las especies pertenecientes a este género se caracterizan principalmente por ser caulirrosulas policárpicas con inflorescencias axilares (Cuatrecasas 1987). Desde un punto de vista ecológico, esta forma de vida puede considerarse como un producto de adaptaciones muy particulares al clima tropical frío, las cuales han sido estudiadas de forma intensiva en los páramos de Venezuela.

El género *Coespeletia* Cuatrec., representado hasta ahora por 3 especies (*C. spicata* (Sch. Bip. ex Wedd.) Cuatrec., *C. timotensis* (Cuatrec.) Cuatrec., *C. moritziana* (Sch. Bip.) Cuatrec.), las cuales están presentes en Venezuela, se caracteriza por agrupar las rosetas gigantes que se encuentran en ambientes tropicales criotérmicamente extremos de los páramos andinos. Esta forma de vida se ha denominado roseta arbórea gigante (Hedberg, 1964), cauliroseta policárpica (Cuatrecasas, 1979) y árbol monocaule policárpico (Monasterio, 1979). Las especies que pertenecen a este género abarcan diversos hábitats, desde fondos de valle donde confluyen líneas de drenaje con suelos profundos y orgánicos, afloramientos rocosos donde el suelo se limita a una delgada capa hasta laderas con suelos pedregosos y muy esqueléticos (Orozco, 1986).

El género *Ruilopezia* Cuatrec., está constituido por plantas caulirrosulas monocárpicas con inflorescencias terminales (Cuatrecasas, 1987). Dicho género es quizá el menos conocido taxonómicamente, ya que tiene numerosas especies recientemente descubiertas y las antiguas fueron solo parcialmente descritas (Cuatrecasas, 1987). En Los Andes de Venezuela, este género está representado por 26 especies (Briceño y Morillo, 2002). Específicamente para el páramo de San José, existen las siguientes especies: *Ruilopezia atropurpurea* (A.C. Sm.) Cuatrec., *Ruilopezia lindenii* (Sch. Bip. ex Wedd.) Cuatrec., *Ruilopezia hanburiana* (Cuatrec.) Cuatrec., y *Ruilopezia marcescens* (S.F. Blake) Cuatrec. (Sodja, 2001) y *Ruilopezia josephensis* (Cuatrec.) Cuatrec. (Briceño y Morillo, 2002).

El género *Espeletiopsis* Cuatrec., está representado en Venezuela por 7 especies (Briceño y Morillo 2002). En el páramo de San José, se encuentran *Espeletiopsis pannosa* Standl., (Sodja, 2001) y *Espeletiopsis angustifolia* Cuatrec., (Briceño y Morillo, 2002).

En cuanto a las características de las rosetas pertenecientes a la subtribu Espeletiinae, deben señalarse adaptaciones tanto fisiológicas como anatómicas, que les permiten afrontar las condiciones hídricas y térmicas desfavorables, presentando estrategias adaptativas a las bajas temperaturas, el déficit hídrico y de nutrientes, entre las que se cuentan las siguientes:

1.- Los mecanismos de resistencia a bajas temperaturas, o supervivencia al congelamiento de los tejidos en plantas de las altas montañas tropicales, se corresponden con los sistemas de evasión y/o tolerancia (sobreenfriamiento, congelamiento extracelular, protección nocturna de la yema apical, hojas marcescentes, tolerancia a encogimiento celular, tolerancia a deshidratación celular (Smith, 1974; Rada, 1983; Rada *et al*, 1985; Goldstein *et al*, 1985; Rada *et al*, 1987; Azócar y Rada, 1993, Azócar y Rada, 2006)), los cuales parecen depender de la naturaleza específica del microclima en el cual las plantas crecen (Azócar y Rada, 1993). Las rosetas caulescentes exhiben un conjunto de mecanismos por evasión, por ejemplo la presencia de una capa de hojas marcescentes que rodea al tallo de estas plantas actúa como un aislante térmico manteniendo la temperatura del agua en la médula de las rosetas caulescentes por encima de 0°C, aún cuando la temperatura del aire esté por debajo de dicho valor (Goldstein y Meinzer, 1983). Cabe destacar que Monasterio (1986), sugiere que este cilindro de hojas muertas serviría entre otras cosas al reciclaje de nutrientes, ya que esta gran cubierta de hojas muertas que rodean al tallo forman un grueso manto de hojas que se descomponen lentamente, siendo muy favorable en condiciones de alta montaña, donde los suelos se caracterizan por ser húmicos, ácidos y bajos en nutrientes. Vale destacar que existe una hipótesis sobre el valor adaptativo del cilindro de hojas marcescentes, la cual propone que en su ausencia los tejidos del tallo se congelarían y por lo tanto el agua no estaría disponible para remplazar las pérdidas transpiracionales de la mañana, lo que conduciría a la marchitez y muerte de las hojas (Hedberg, 1964; Smith, 1974; Goldstein y Meinzer, 1983). Por otra parte, la densa masa de hojas vivas muy pubescentes, con actividad continua durante todo el año, también contribuye a mantener un balance térmico favorable para el crecimiento y translocación de asimilados (Meinzer y Goldstein, 1985; Meinzer y Goldstein, 1986).

2.- En todas las plantas de la alta montaña existe la probabilidad de estrés hídrico fisiológico, producido por el incremento en la viscosidad del agua, es decir, que como una consecuencia del enfriamiento y/o congelamiento del suelo, se dificulta la absorción de agua a través de las raíces y por lo tanto en las hojas puede desarrollarse estrés (Azócar y Rada, 2006). Las rosetas caulescentes presentan un conjunto de características morfológicas de suma importancia que les permite mantener un balance hídrico favorable en estos ambientes, las cuales se sintetizan en las siguientes:

a.- Tejido medular con una gran capacidad para almacenar agua. Como principal estrategia de resistencia al déficit hídrico las rosetas caulescentes presentan un sistema de evasión, a través de una alta capacitancia, generada por una gruesa médula en el tallo capaz de almacenar agua y una fuerte regulación estomática. La unión de este par de mecanismos permite mantener potenciales hídricos altos durante todo el año (Goldstein y Meinzer, 1983; Goldstein *et al*, 1984). La capacidad de almacenar agua por medio de la médula, podría representar una estrategia ante temperaturas congelantes, las cuales reducen la disponibilidad de agua en el suelo durante las primeras horas del día, así como también para soportar la estación de sequía (Goldstein *et al*, 1984 y 1985). La capacidad de almacenamiento interno de agua, calculada para los individuos más altos de *Espeletia*, en las mayores elevaciones, es mayor que las capacidades reportadas para tejidos elásticos (frutos y yemas) e inelásticos (Meinzer *et al*, 1994). Azócar y Rada (2006) sugieren que este incremento en capacitancia relativa a la altitud indica que la médula es, indudablemente, una adaptación a las bajas temperaturas y a la baja disponibilidad de agua. Es propicio mencionar el incremento del tamaño en *Espeletia schultzii* a medida que incrementa la altitud; Smith (1980) señala que esta especie de roseta perenne aumenta su tamaño con el incremento de la elevación, mientras que otras especies que también están cerca del límite continuo de crecimiento arbóreo disminuyen su tamaño con el incremento de la misma. Esta paradoja del aumento del tamaño con la altitud en ciertas especies de rosetas, radica principalmente en el aumento del volumen de la médula y la reducción de las dificultades de establecimiento en los juveniles con el incremento de la altitud debido a las fuertes oscilaciones de temperatura cerca del suelo. Cabe destacar, que el incremento del tamaño en estas

rosetas favorece, además, el desarrollo de las flores y las semillas apartándolas del estrés por congelamiento, el cual es menos extremo a mayores altitudes (Smith, 1980).

b.- Hojas con una gruesa capa de tricomas. En cuanto a la pubescencia, debe señalarse que la mayoría de los estudios que se han realizado sobre el balance de energía en hojas, se refiere al significado adaptativo precisamente de dicha capa de tricomas (pubescencia), la cual es un carácter que está presente en numerosas especies y en todo tipo de ambientes, por lo que se han propuesto diferentes hipótesis, tales como aumento de la reflexión de la luz y del grosor de la capa límite, prevención de la obstrucción estomática y protección contra herbívoros, para explicar la función de estas estructuras (Gates, 1980). Según Azócar y Rada (1993), la pubescencia en las hojas ejerce un efecto sobre el intercambio de CO₂ en *Coespeletia* y *Espeletia*, a través de su influencia en el balance térmico de sus hojas, además, sirven como regulador de las pérdidas de agua por transpiración. Evidentemente, las características fisiológicas que permiten la supervivencia de estas especies a las condiciones de páramo, están directamente relacionadas con la morfología de las mismas (Rojas, 2008). Es así como estas especializaciones morfológicas y fisiológicas de este importante grupo de plantas son consideradas de alto valor selectivo en las rosetas caulescentes frente a los problemas térmicos, hídricos y de nutrientes de estos ambientes.

Además de los gradientes altitudinales, un factor ambiental importante principalmente en el ecosistema páramo, lo constituye la radiación solar; especialmente la radiación directa, factor de estrés para la vegetación, el cual aumenta con la altitud. La radiación solar incidente se puede dividir en varios componentes: absorbida, reflejada y transmitida. Las plantas presentan mecanismos que permiten modificar la magnitud de estos elementos, por ejemplo, en los ecosistemas áridos y semiáridos caracterizados por alta radiación y déficit hídrico, muchas plantas orientan las hojas en la dirección más favorable respecto a la radiación solar, por lo general en las horas de mayor temperatura, lo cual conlleva a la disminución de la cantidad de radiación incidente sobre las hojas. Otros mecanismos adicionales son la marchitez y enrollamiento de las hojas, reportados para las plantas de los páramos (Azócar y Rada, 2006).

La radiación reflejada es, generalmente, un componente pequeño que consta de dos elementos: reflexión desde la superficie, la cual es, prácticamente, de la misma longitud de onda y la reflexión interna que ocurre a longitudes de onda específicas debido a la absorción por pigmentos a lo largo de las vías internas. En algunas plantas la reflexión superficial puede ser alta debido a que presentan ceras, pelos blancos o cristales de sal (Azócar y Rada, 2006). De estas estructuras, destaca la pubescencia, por ser una de las características morfológicas más notables desarrolladas por la mayoría de las especies del complejo *Espeletia* (Rosquete, 2004).

En el área de la ecofisiología diversos son los estudios realizados donde el principal objeto de investigación es la pubescencia, algunos son:

Hedberg (1964) y Baruch y Smith (1979), propusieron que el valor adaptativo de la pubescencia en las hojas de las rosetas gigantes tropicales africanas y andinas debía estar relacionado a una reducción en la absorción de la radiación, y en consecuencia una reducción en la temperatura de la hoja y por ende una menor transpiración.

El efecto de la gruesa capa de pubescencia que presentan las rosetas caulescentes en las hojas sobre el balance de energía fue evaluado por Meinzer y Goldstein (1985) en *Coespeletia timotensis*, encontrando que la pubescencia de la hoja modifica el equilibrio térmico a través del incremento del espesor de la capa límite y la resistencia a la transferencia de calor convectivo y latente. Por otra parte, los efectos de la capa límite superan los de absorción de radiación solar, resultando en mayores temperaturas en la hoja de lo que ocurriría en hojas glabras con altas cargas

de radiación. Además, señalan que el acoplamiento entre la temperatura de la hoja y del aire disminuye y el acoplamiento entre la temperatura de la hoja y de la radiación incidente aumenta. Cabe destacar que el aumento de la temperatura de la hoja durante el día, inducido por la presencia de una capa de pelos, puede ser de valor adaptativo en estos ambientes (Meinzer y Goldstein, 1986).

Goldstein (1989), en un estudio de las medidas de las características espectrales de las hojas en diferentes etapas de desarrollo de rosetas caulescentes gigantes, *Coespeletia timotensis* y *Coespeletia spicata*, encontró que la reducción de la tasa neta de asimilación durante el día está asociada con la baja irradiación debido a la posición erecta de las hojas y a su baja conductancia estomática y la absorbancia de la hoja incrementa con la edad, mientras que la reflectancia disminuye con el incremento de la misma, en tanto que la transmitancia es indiferente a la edad de la hoja.

Rada (1993), cuestiona el valor adaptativo de la pubescencia con respecto al balance térmico propuesto por Meinzer y Goldstein (1985), debido a que encontró que la temperatura foliar promedio de *Espeletia schultzii* en la localidad de Piedras Blancas (4200) m estaba casi 6 °C por encima de la temperatura óptima de la fotosíntesis generando un efecto negativo para el balance de carbono, aunado a esto encontró que en hojas de *Senecio formosus*, con un tamaño foliar similar a *Espeletia schultzii*, las temperaturas foliares eran muy cercanas a la temperatura óptima para la fotosíntesis en esta especie, proponiendo un estudio más profundo del efecto de la pubescencia en plantas del grupo de rosetas caulescentes.

Rosquete (2004), en el estudio del balance energético foliar en *Ruilopezia atropurpurea* (especie glabra) y *Espeletia schultzii* (especie pubescente) realizado en la estación "La Aguada" a 3452 m dentro del Sistema Teleférico de Mérida, en la Sierra Nevada, encontró que la pubescencia en *E. schultzii* tiene como función principal en un ambiente con altos ingresos de radiación diurna, disminuir la absorción de radiación solar mediante la reflexión de parte de la misma y proteger a la planta del exceso de radiación UV-B. Indica además, que las estrategias adaptativas con que ambas especies enfrentan el exceso de radiación son contrastantes y que se muestran igualmente eficientes en el ambiente de "La Aguada" donde ambas especies se presentan exitosamente, *R. atropurpurea* refleja aproximadamente la mitad de la radiación con respecto a *Espeletia schultzii*, lo que sería una desventaja en este ambiente de no ser porque *R. atropurpurea* transmite el doble de radiación que *E. schultzii*. Este autor destaca además, que *R. atropurpurea* mantiene temperaturas foliares cercanas a las del aire transmitiendo una cantidad importante de radiación. Cabe destacar que pese a no tener pubescencia, esta especie puede establecerse en "La Aguada" con sus hojas glabras debido muy probablemente a la protección que le brindan las antocianinas y otros polifenoles frente a la alta radiación UV. Señala también que el color que presenta la hoja en su contorno hace presumir la presencia de estos compuestos químicos, de hecho esta especie fue denominada *Ruilopezia atropurpurea* por su leve coloración púrpura del contorno de sus hojas, así lo indica Rosquete (2004).

Otro aspecto morfológico importante en rosetas caulescentes está relacionado con el área foliar y área foliar específica, variables que también serán abordadas en este trabajo. En este sentido vale mencionar los siguientes antecedentes:

Castrillo (2006), estudió el efecto de la altitud en el metabolismo fotosintético de *E. schultzii*, y analizó la actividad Rubisco (Ribulosa 1,5-bifosfato carboxilasa), contenido de clorofila, azúcares solubles totales, proteínas solubles y área foliar específica (AFE), en tres poblaciones de la especie ubicadas a 3100, 3550, y 4200 m, logrando evidenciar una mayor actividad de rubisco en la población ubicada a mayor elevación; a su vez encuentra una diferencia no significativa en el contenido de clorofila entre las poblaciones altitudinales, señala que esto puede deberse al efecto protector de la pubescencia que incrementa con la elevación. Asimismo, observó un notable aumento en el contenido de azúcares con la elevación, atribuyendo este hecho a la mayor actividad carboxilasa de

la Rubisco. En referencia al contenido de proteínas no consiguió diferencias significativas. Por otro lado, indica esta autora que el área foliar específica (AFE) disminuye a valores altos de radiación y además que este descenso es principalmente debido a la reducción del área foliar (AF) con la altitud y al aumento del peso seco, destacando finalmente que dicha variable disminuye significativamente con la altitud.

Ackerly *et al* (2001), estudiaron el tamaño foliar y el área foliar específica en relación con la distribución de 22 especies arbustivas en un gradiente altitudinal en la zona costera de California y encontraron que ambas disminuyen con el incremento de la incidencia de la radiación solar. Indican además, que tanto el tamaño foliar como el área foliar específica no están significativamente correlacionadas, sugiriendo que estas dos variables están desacopladas y asociadas con los diferentes aspectos medioambientales del gradiente. Por otro lado señalan que, para cada especie el área foliar específica fue correlacionada negativamente con la distribución de la especie a lo largo del gradiente de incidencia de radiación solar, y fue significativamente baja en especies siempreverdes versus especies deciduas; mientras que el tamaño foliar muestra una tendencia negativa pero no significativa en relación a la distribución de las especies en función de la incidencia de la radiación solar.

Choler (2005), estudió los cambios constantes en plantas con características morfológicas alpinas a lo largo de un gradiente mesotopográfico y encontró que las covariaciones principales entre las características morfológicas y el hábitat eran: un incremento del área foliar específica y del contenido de nitrógeno foliar, una tendencia hacia láminas foliares verticales y gruesas en los sitios más expuestos y físicamente disturbados, así como también un área foliar cada vez mayor en el medio del gradiente. Señala además, que las hojas verticales y gruesas que exhiben área foliar específica baja son las características dominantes de las plantas que crecen en sitios expuestos a fuertes vientos y donde el derretimiento de la nieve ocurre a tempranas horas del día.

Planteamiento del problema

El problema fundamental a analizar en este trabajo es la distribución de especies de rosetas caulescentes con relación a variables topoclimáticas (altitud, pendiente, forma de la ladera y vertiente), variaciones morfológicas, y propiedades ópticas de las hojas en el páramo andino.

Actualmente, por estudios previos, se conoce que las rosetas caulescentes presentan un conjunto de características tanto morfológicas como fisiológicas que cambian a lo largo de gradientes altitudinales, asociados a variables topoclimáticas. Las variables ambientales pueden ejercer un efecto directo o indirecto sobre las especies, dependiendo de la naturaleza de las mismas, y se pueden diferenciar tres tipos principales: (i) factores limitantes, definidos como todos aquellos factores que controlan la fisiología de las especies (por ejemplo la temperatura y la disponibilidad de agua) (ii) perturbaciones, definidas como todas aquellas alteraciones que afecten a los sistemas ambientales ya sean de origen natural o antrópico y (iii) recursos, definidos como todos los compuestos que puede asimilar una planta (composición del suelo), (Guisan y Thuiller, 2005). Resulta interesante indagar la relación de factores ambientales con la distribución, morfología y ecofisiología de las especies de rosetas caulescentes, cuya forma de vida es muy exitosa en la alta montaña tropical.

Las variables topoclimáticas tienen efectos sobre las especies, particularmente la altitud, la cual como hemos visto, juega un papel fundamental en las variaciones morfológicas y funcionales de las especies. La altura de la planta al aumentar la elevación, constituye una de las relaciones que más ha sido estudiada. Las plantas en general disminuyen su tamaño con la altitud como resultado que las condiciones abióticas se hacen más severas. Sin embargo, Smith (1980), encontró que la

altura de los tallos en *Espeletia schultzii* aumenta al incrementar la altitud. Indica, este autor además, que el mayor tamaño en *E. schultzii* es el resultado de la mayor longevidad, lo cual puede ser causado por la reducción de la competencia interespecífica, e intraespecífica entre plantas pre-reproductivas y adultas, dando como resultado la selección a mayores altitudes de genotipos más longevos (Smith, 1980). Además, a medida que los tejidos activos se alejan de la superficie del suelo resultan menos perjudicados por el congelamiento, producto del gradiente vertical de temperatura (Azócar y Rada, 2006).

La mayoría de las especies disminuyen su tamaño a medida que incrementa la altitud. No obstante, en las rosetas el tamaño del tallo varía con las especies, observándose que en algunas especies apenas alcanzan pocos centímetros por encima del suelo (*Espeletia batata*), mientras que en otras puede llegar a 3 metros de altura (*Coespeletia spicata* y *E. timotensis*). Independientemente de su tamaño, la estatura está determinada por una médula central voluminosa, con crecimiento xilemático bien definido, de tejido parenquimatoso con una alta capacidad para almacenar agua (Azocar y Rada, 2006).

En función de lo antes expuesto cabe preguntarse ¿Cómo varía la altura, el diámetro de las rosetas y el tamaño de las láminas foliares en las especies pertenecientes a la subtribu Espeletiinae a medida que incrementa la altitud?, ¿Varían los caracteres morfológicos en vertientes con regímenes de precipitación diferentes?, y ¿Cómo varían las propiedades ópticas de las hojas a lo largo del gradiente altitudinal?. El desarrollo de este estudio, permitirá analizar la distribución de las especies, y las variaciones tanto morfológicas como funcionales de rosetas caulescentes con relación a variables topoclimáticas. Cabe destacar que la presente investigación es novedosa, ya que no se encontraron trabajos previos que reporten estudios de distribución de rosetas caulescentes pertenecientes a la subtribu Espeletiinae, con relación a variables topográficas en el páramo de San José, donde este grupo es muy diverso. Además, esta área ha sido poco estudiada desde el punto de vista ecológico, predominando estudios geológicos, antropológicos, y florísticos.

Justificación

El ecosistema páramo constituye uno de los ambientes ecológicamente y desde el punto de vista de la biodiversidad de mayor interés para realizar investigaciones de distinta índole biológica. Actualmente, y debido a los rápidos aumentos de temperatura que se han registrado en las últimas décadas en el planeta es considerado como uno de los ecosistemas más susceptibles al cambio climático global. Cabe destacar, que el aumento de la temperatura puede llegar a ser determinante en la distribución, estructura poblacional, selección de caracteres tanto morfológicos como fisiológicos de las especies presentes en dicho ecosistema.

La media global de temperatura ha incrementado en el último siglo aproximadamente 0,6 °C y se espera que continúe aumentando rápidamente en las siguientes décadas (Walter, 2003). Si nos situamos en un escenario de cambio global en el cual exista un incremento en la temperatura, como se ha pronosticado, es de esperar que existan desplazamientos de los límites de los ecosistemas en el planeta, reduciéndose la extensión de los ecosistemas de alta montaña y el tamaño de sus poblaciones (Hernández, 2006; Arzac, 2008). Esto será especialmente crítico en el páramo, el cual se encuentra restringido a las regiones de mayor altura, y donde el porcentaje de especies endémicas es alto (Hofstede, 2003). Por otra parte, existe un consenso según el cual el calentamiento global tendrá efectos en los procesos ecofisiológicos de los sistemas vegetales, lo que provocaría complejas interacciones ecológicas (Sanz-Elorza *et al*, 2003).

A su vez es necesario hacer énfasis en la importancia que representa el páramo de San José desde el punto de vista de la diversidad, ya que es considerado un mosaico por el gran número de especies que hasta ahora han sido registradas. De hecho, la subtribu Espeletiinae se caracteriza por presentar una amplia diversidad no sólo dentro del área de estudio sino también para la cordillera de Mérida en general. En el páramo de San José esta subtribu está compuesta por cuatro géneros representados en siete especies. Cabe destacar, que el porcentaje de endemismo en dicho páramo es considerablemente alto lo que lo convierte en un área de sumo interés desde el punto de vista de la biodiversidad y la conservación.

La meta principal de este trabajo es aportar información sobre la distribución y morfología de las rosetas caulescentes en el páramo de San José, lo cual permitirá analizar la distribución de las especies en dos vertientes (húmeda y seca) a lo largo de gradientes altitudinales con exposición contrastante. Relacionar la distribución de las especies con adaptaciones morfológicas y algunas variables topoclimáticas clave para este estudio (altitud y vertiente) es de suma importancia, ya que permitirá conocer por qué ciertas especies de rosetas caulescentes se encuentran en determinadas altitudes y en otras no y a su vez como sus caracteres morfológicos y las propiedades ópticas de sus hojas les confieren la capacidad para establecerse en tales ambientes.

Hipótesis

En base a lo discutido en el marco teórico expuesto inicialmente, y partiendo de los antecedentes, se proponen las siguientes hipótesis de trabajo:

- La distribución y abundancia de las especies estudiadas diferirán frente a diferentes factores topoclimáticos (altitud, pendiente, forma de la ladera y vertiente).
- Así como las especies pertenecientes a los géneros *Espeletia* y *Coespeletia* tienden a aumentar su altura con la altitud en el súper páramo, en el páramo otras especies de rosetas caulescentes presentarán la misma tendencia.
- El área foliar y el área foliar específica de las hojas de las especies de rosetas caulescentes disminuirán con la altitud, tal como ocurre en la mayoría de las especies, resultado del aumento de la radiación, de la disminución de la temperatura y el aumento del estrés hídrico.
- Si la alta radiación es un factor limitante para las plantas en el páramo de San José, los caracteres morfológicos que incrementan la reflexión se verán aumentados a mayores altitudes.

Objetivo general

- Analizar la distribución de las especies de rosetas caulescentes, y sus variaciones morfológicas con relación a variables topográficas en un gradiente altitudinal y en exposiciones contrastantes.

Objetivos específicos

- Determinar la distribución y abundancia de las especies de rosetas caulescentes y relacionarlas con las variables topoclimáticas (altitud, pendiente, forma de la ladera y vertiente).
- Conocer la variación del diámetro de las rosetas caulescentes y la altura de sus tallos en función de las distintas condiciones topoclimáticas en estudio.
- Determinar las variaciones en el área foliar y área foliar específica para cada una de las especies en estudio con respecto a la altitud y vertiente.
- Determinar las variaciones en las propiedades ópticas (absorbancia, reflectancia, y transmitancia) de las hojas de las especies con relación a la altitud y la vertiente.

II. MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Localización geográfica: El trabajo de campo se realizó en el páramo de San José, ubicado entre las latitudes (8° 0'; 8° 30' Norte) y longitudes (71° 20'; 71° 40' Oeste); y situado entre los municipios Campo Elías y Arzobispo Chacón del Estado Mérida.

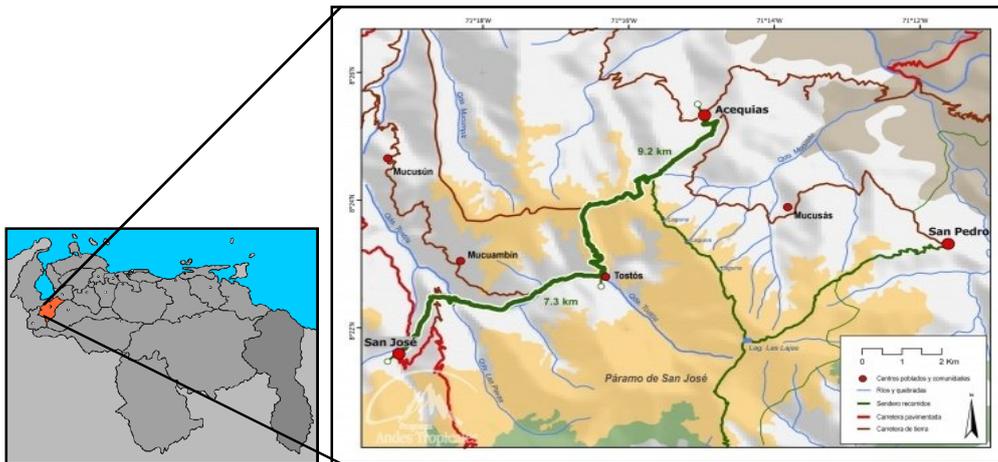


Figura 2. Ubicación relativa del área de estudio. (Fuente: Programa Andes Tropicales en Los Pueblos del Sur. www.wordpress.com).

Geología: Es una de las zonas de contacto de dos formaciones geológicas donde se ubican la mayor parte de los páramos de la cordillera de Mérida, como son la Formación Sierra Nevada y la Formación Mucuchachí (Schubert y Vivas, 1993). La litología de la Formación Sierra Nevada está constituida por gneises, esquistos micáceos, anfibolitas y rocas graníticas y la Formación Mucuchachí, registra una constitución de pizarras laminadas, pizarras limosas de color negro a gris verdoso, carbonosas, piritas y franjas de areniscas impuras laminadas y duras (Shagam, 1969).

Relieve: El relieve en el área de estudio es el característico para una zona de montaña, con topografía accidentada y fuertes pendientes (Abele, 2000). Presentando laderas con orientación Noroeste y Sureste, la primera con vertiente hacia el Lago de Maracaibo y la segunda de vertiente hacia Los Llanos.

Suelos: Durán (1992) describió los suelos de la zona como ácidos, esqueléticos, de textura predominantemente arcillosa, con susceptibilidad a la erosión de moderada a alta.

Clima: Las estaciones climáticas más cercanas al páramo de San José registran 900 mm en la vertiente seca (Estación Tostós, ubicada a 2400 m) y 1300 mm hacia la vertiente húmeda (Estación Aricagua ubicada a 1630 m). En los páramos de la Cordillera de Mérida se presentan además dos patrones de distribución anual de las lluvias, dependiendo de la orientación de los mismos. Los páramos orientados hacia la vertiente llanera reciben la influencia de dicha zona presentando un patrón de distribución biestacional, mientras que los páramos orientados hacia la cuenca del lago de Maracaibo, presentan un patrón tetraestacional, que se registra en esta cuenca (Andressen, 1973). Según Durán (1992), como consecuencia de su orientación, en el páramo de San José se puede

observar la influencia de los dos patrones de precipitación antes mencionados, debido a la presencia de dos vertientes ubicadas una hacia el río Caparo, que recibe la influencia del patrón de precipitación llanero (biestacional) y otra hacia la cuenca media del río Chama con influencia del patrón de precipitación del lago de Maracaibo (tetraestacional), recibiendo por lo tanto cada vertiente una influencia climática diferente.

Vegetación: La flora de las altas montañas andinas está compuesta por una mezcla de elementos florísticos de varios orígenes: elementos tropicales que se han adaptado a las zonas de alta montaña y elementos de zonas templadas que han migrado hacia regiones tropicales. Los cambios en la vegetación están relacionados con los cambios en la temperatura media anual asociados al gradiente altitudinal y con los cambios en la precipitación (Abele, 2000). El área de estudio se corresponde con un páramo de baja altitud, el cual se establece a partir de 2600 m, alcanzando elevaciones de 3230 m aproximadamente en la vertiente húmeda. Exhibe en su mayoría una vegetación correspondiente a la de páramo andino, donde predomina la formación pajonal paramero estableciéndose poblaciones de rosetas caulescentes acompañadas por algunas herbáceas y pequeñas franjas de especies arbustivas. En el límite inferior del gradiente altitudinal estudiado se comienza a observar una estructura boscosa compleja, con estratos difíciles de definir, dominada por árboles de dosel alto y con gran diversidad de epífitas. Dicha estratificación, es característica de la vegetación del bosque paramero, formación vegetal contigua a las zonas bajas de los páramos, constituida mayoritariamente por especies cuya forma de vida es arbórea con individuos de al menos 5 m de alto. Cabe destacar, que el dosel se va haciendo paulatinamente más bajo a medida que se aumenta en altitud (Ataroff y Sarmiento, 2004).

Intervención antrópica: Según Sodja (2001) un factor determinante en el establecimiento y alteración de la estructura vegetal del ecosistema páramo, lo constituye el desarrollo y asentamiento de poblaciones humanas, las cuales a través de la introducción de actividades como la agricultura, el pastoreo, y las quemadas esporádicas, han intervenido la estructura ecológica y florística de este ecosistema, sobre todo en su límite inferior. De las actividades antes mencionadas la quema es la que posiblemente ha tenido mayor influencia en la estructura de la vegetación, debido a que esta es una zona donde el páramo sufre ocasionalmente de quemadas extensas. Sin embargo, el páramo de San José aun cuando pertenece a los páramos bajos de la cordillera, está bastante conservado pues la diversidad vegetal es alta, y la estructura poco alterada. Esta percepción se relaciona con el hecho de que hay muy pocas evidencias de pastoreo, y de extensas áreas cultivadas. Sin embargo, en el límite inferior de la vertiente seca se observan variados y pequeños cultivos, lo cual hasta ahora no pareciera haber causado un fuerte impacto en el ecosistema. Puede decirse entonces, que el páramo de San José se presenta menos intervenido que el resto de páramos pertenecientes a la zona sur de la Sierra Nevada y más aún con respecto a los que se localizan a lo largo de la zona Norte de la misma.

Descripción de las especies

Se estudió la distribución y morfología de un grupo de cuatro rosetas caulescentes relativamente abundantes en el páramo de San José. A continuación se expone la tabla 1, en la que se describen las características morfológicas más resaltantes relacionadas a su vez con la presente investigación.

En las figuras 3 y 4, se muestran ejemplos de las especies de rosetas caulescentes encontradas en el páramo de San José, representantes de la subtribu Espeletiinae.

II. Materiales y métodos

Tabla 1. Características morfológicas de las especies estudiadas.

Espece	Hábito	Tipo de lámina foliar	Largo y ancho de la lámina foliar (cm)	Pubescencia en la superficie adaxial	Color de las lígulas de la flor
<i>Espeletia schultzii</i> Wedd. *	Caulirrósula policárpica	Oblongas hasta oblongo-lanceoladas, obtusas en el ápice y angostas en la base	20-40 de largo y 3-6 de ancho	Densamente cinéreo-lanosas	Amarillas
<i>Espeletiopsis angustifolia</i> Cuatrec. **	Caulirrósula policárpica	Lineares o linear-lanceoladas	20-25 de largo y 1,5-2 de ancho	Indumento veloso o sublanoso	Blancas
<i>Ruilopezia atropurpurea</i> (A. C. Sm.) Cuatrec. *	Caulirrósula monocárpica	Obovado-espátuladas, redondeadas hasta agudas en el ápice, angostándose hacia la base de un pecíolo alado	25-40 de largo y 3-8 de ancho	Completamente glabras	Marfil
<i>Ruilopezia lindenii</i> (Sch. Bip. ex Wedd.) Cuatrec. *	Caulirrósula monocárpica	Sésiles, envainadoras de contorno oblongo	14-35 de largo y 1,6-4 de ancho ¹	Indumento denso de pelos articulados glandulosos	Blanco-verdosas

* [Aristigueta, 1964]; ¹Cuatrecasas, 1987]; ** [Cuatrecasas, 1996].



Figura 3. Especies de rosetas caulescentes encontradas en el Páramo de San José, Estado Mérida, Venezuela. (a) *Espeletia schultzii* (b) *Espeletiopsis angustifolia* (Fotografías: T. Schwarzkopf y E. Rodríguez).



Figura 4. Especies de rosetas caulescentes encontradas en el Páramo de San José, Estado Mérida, Venezuela. (a) *Ruilopezia atropurpurea* (b) *Ruilopezia lindenbergii* (Fotografías: R. Dulhostè).

Métodos utilizados

Trabajo de campo

El muestreo se llevó a cabo desde el 26 de marzo hasta el 20 de julio de 2009 situando puntos altitudinales cada 100 m, ubicando tres puntos altitudinales en la vertiente seca y dos en la vertiente húmeda. Aunque en la vertiente seca el páramo comienza a los 2600 m, no se realizaron muestreos a dicha altitud debido al avance de la frontera agrícola; por tal motivo se comenzó a 3000 m en donde se encontró el límite inferior del páramo sin claras evidencias de intervención antrópica y se finalizó a 3200 m de altitud. Por otra parte, en la vertiente húmeda se ubicaron dos puntos altitudinales, uno a 3100 m y otro a 3200 m de altitud. Cabe destacar, que a 3000 m en la vertiente húmeda no se muestreó ya que a esa altitud se establece el bosque y las rosetas están ausentes. Se realizó un total de 100 censos de vegetación, empleando parcelas de 2 x 5 metros, dispuestas en cada punto altitudinal y en ambas vertientes (húmeda y seca) de manera aleatoria. Los censos se distribuyeron de la siguiente manera: 60 en la vertiente seca y 40 en la vertiente húmeda. El número de censos de vegetación por punto altitudinal fue constante, es decir, 20 parcelas por altitud. Además de los censos de vegetación, cada parcela fue georreferenciada (coordenadas UTM), también se registraron algunas variables topoclimáticas, las cuales se mencionan a continuación: altitud (medida en metros a través de un altímetro), y pendiente (medida en grados a través de un clinómetro (Haglof, Vertex III)), registrando además, la forma de la ladera y el tipo de vertiente. En cada parcela se midió el diámetro y la altura del tallo de todas las rosetas que presentaban tamaños mayores o iguales a 10 cm, haciendo uso de una cinta métrica, registrando a su vez el estado reproductivo de las especies censadas. Toda la información se recopiló en planillas de campo.

Finalmente se tomaron muestras de rosetas completas para realizar las medidas de área foliar y área foliar específica, tomando a lo sumo un individuo por parcela de algunos de los censos de vegetación realizados; estas rosetas caulescentes presentaban tamaños intermedios (no se seleccionaron individuos grandes y pequeños); asimismo se tomaron muestras de hojas maduras, es decir, de la parte intermedia de la roseta para llevar a cabo las medidas de propiedades ópticas de las hojas de cada una de las especies encontradas por altitud y vertiente. Estas fueron transportadas al laboratorio en bolsas plásticas herméticamente cerradas dentro de una cava para evitar la desecación de las mismas.

Trabajo de Laboratorio

Determinación del área foliar (LA) y área foliar específica (SLA)

Para llevar a cabo estas mediciones se colectó material vegetal de las especies censadas en campo en todos los puntos altitudinales de ambas vertientes. El mismo fue llevado al laboratorio en bolsas plásticas para evitar la desecación de las muestras recolectadas y una posible variación en el área foliar de las mismas (Garnier *et al*, 2001). Para la determinación del área foliar específica se tomaron 20 hojas completamente desarrolladas de la parte intermedia de la roseta, por especie, en cada altitud. Posteriormente se rehidrataron colocándolas en envases plásticos con suficiente agua sin alcanzar las láminas foliares de la parte basal de las rosetas para no humedecerlas y así evitar alteraciones del peso húmedo. Al cabo de 12 horas aproximadamente se cortaron de la roseta las hojas tomando como punto de corte la base de la misma, se tomó el peso fresco, luego se midió el área foliar a través de imágenes digitales obtenidas por medio de un escáner. Posteriormente y haciendo uso del software de cálculo de áreas denominado Image J se obtuvieron los valores de área foliar. Seguidamente las hojas medidas se colocaron en la estufa durante 72 horas a 60 °C.

Finalmente, se calculó la relación entre el área de la hoja y el peso seco de la misma, y se obtuvo un promedio del área foliar específica para cada especie, en las diferentes altitudes y vertientes.

Determinación de las propiedades ópticas de las hojas

Las propiedades ópticas, también denominadas características espectrales (reflectancia, absorbancia y transmitancia) de las hojas, en el intervalo de longitudes de onda de 400-700 nm se obtuvieron en el laboratorio usando una esfera de integración LI-COR LI-1800-12 adaptada con un sensor cuántico LI-COR LI-190 (Ambos de LI-COR, INC; Lincoln, Nebraska, USA). Para llevar a cabo estas mediciones se utilizaron 20 hojas maduras de cada una de las especies censadas por punto altitudinal y vertiente. Las mediciones se realizaron aproximadamente 12 horas después de haber sido colectadas en el campo.

Análisis de los datos

Para el análisis de los datos se elaboraron en primer lugar matrices de datos; a partir de las cuales se construyeron los gráficos y tablas.

Para el caso de distribución de las especies con respecto a la altitud y forma de ladera, se creó una matriz que se obtuvo con el número de individuos por especie encontrados a lo largo del gradiente altitudinal en ambas vertientes. Adicionalmente para estudiar las relaciones entre el diámetro y la altura de las rosetas con la altitud y la vertiente, fueron elaboradas dos matrices, una para la vertiente seca y otra para la vertiente húmeda, tomando todos los datos de diámetros y alturas máximas por especie y punto altitudinal. Posteriormente para conocer las estructuras de tamaño, se obtuvieron matrices para cada una de las especies con el número de individuos encontrados por clases de alturas por punto altitudinal y vertiente.

Por otra parte, con el propósito de conocer si las abundancias eran significativamente diferentes entre especies y para la misma especie entre situaciones (altitud, pendiente, forma de la ladera) se realizaron regresiones múltiples. En dichas regresiones se incluye la información que aporta la ausencia de las especies a 3000 m en la vertiente húmeda, razón por la cual el n de las pruebas se reporta como 120. Para analizar estadísticamente las características morfológicas de las especies, se utilizaron las medias de los datos obtenidos con el respectivo error estándar del área foliar, el área foliar específica y las propiedades ópticas de las hojas para las especies encontradas. Con el fin de conocer si existía una variación estadística significativa entre especies, altitudes y vertientes, se efectuaron comparaciones de medias muestrales con ANOVA de una vía y su prueba de Tukey haciendo uso del software PAST. Para este último análisis cabe aclarar que no se pudo realizar un ANOVA de dos vías, porque el modelo estadístico está incompleto, es decir, no se tienen todas las combinaciones de altitudes, lo que a su vez complica el análisis estadístico de los datos.

III. RESULTADOS

Parte I. Distribución de las especies

I.-A Distribución con respecto a la altitud y forma de la ladera

Inicialmente se propuso estudiar la distribución de las especies en función de las siguientes variables topoclimáticas: altitud, vertiente, pendiente, y forma de ladera; sin embargo, la forma de la ladera no se considera por no presentar relación clara con la distribución y abundancia de las especies.

La abundancia de las especies en cada una de las situaciones estudiadas se muestra en la figura 5, destacándose la diversidad de patrones entre especies. Así, se puede observar que *Espeletia schultzii* en ambas vertientes tiende a aumentar a medida que incrementa la altitud, encontrándose valores más altos en la vertiente húmeda, en tanto que *Espeletia angustifolia* presenta su óptimo a 3100 m en la vertiente seca, mientras que en la vertiente húmeda sólo se encontró a 3200 m. Ahora bien, *Ruilopezia atropurpurea*, sólo se encontró en la vertiente seca, siendo su densidad muy baja. Finalmente, *Ruilopezia lindenbergii* disminuye considerablemente el número de individuos en ambas vertientes a medida que aumenta la elevación.

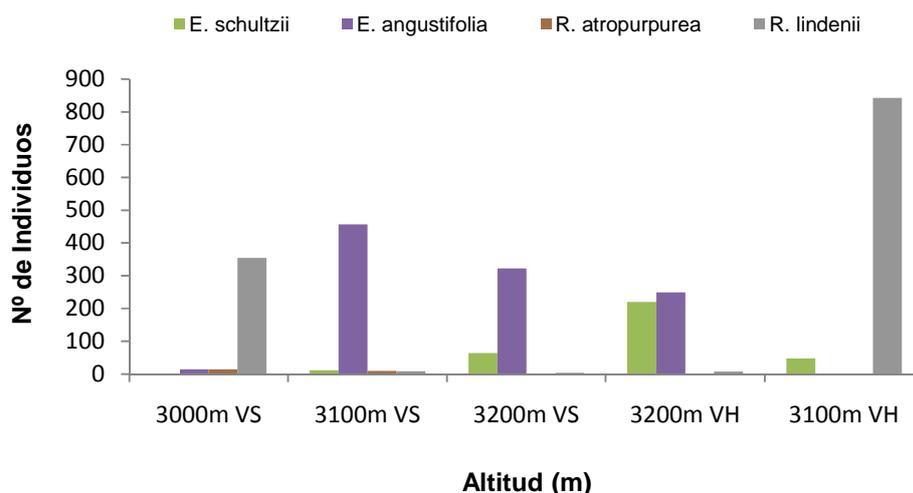


Figura 5. Número de individuos por especie encontrados a lo largo del gradiente altitudinal en ambas vertientes. VS= Vertiente Seca, VH= Vertiente Húmeda.

Regresiones múltiples

Los valores de t y significancia estadística de las regresiones múltiples corridas entre el número de individuos de cada una de las especies registradas para los 100 censos de vegetación y las variables topoclimáticas se muestran en la tabla 2. *E. angustifolia* y *E. schultzii* muestran valores significativos sólo para la altitud. La regresión entre el número de individuos de *R. atropurpurea* no es significativa

en relación a las variables topoclimáticas. *R. lindenii* muestra valores significativos para la altitud y la pendiente.

La forma de la ladera no parece ser determinante de la distribución de las especies ya que no presenta valores significativos en las regresiones múltiples.

Tabla 2. Valores de t y significancia estadística ($P < 0,01$) derivados de las regresiones múltiples, llevadas a cabo entre los valores de número de individuos y las variables ambientales determinadas en campo ($n=120$). S: Significativo; NS: No Significativo.

Especies	Variables ambientales		
	Altitud	Pendiente	Forma de ladera
<i>E. angustifolia</i>	6,77 (S)	- 2,78 (NS)	- 1,12 (NS)
<i>E. schultzii</i>	5,67 (S)	2,18 (NS)	0,98 (NS)
<i>R. atropurpurea</i>	- 1,59 (NS)	1,75 (NS)	0,2 (NS)
<i>R. lindenii</i>	- 5,80 (S)	9,92 (S)	0,23 (NS)

La tabla 3 muestra el número de individuos promedio por parcela de acuerdo con la vertiente, altitud y forma de la ladera. Como se puede apreciar *E. schultzii* en la vertiente húmeda predomina a 3200 m, mientras que a 3100 m no es abundante. *E. angustifolia* predomina a mayores altitudes en la vertiente seca, ya que el mayor número de individuos se registró a 3100 m y a 3200 m, siendo ligeramente más abundante a 3100 m. En el caso de *R. atropurpurea*, el bajo número de individuos muestreados impide diferenciar su abundancia de acuerdo con la altitud. *R. lindenii*, quien domina en los puntos altitudinales más bajos de ambas vertientes, muestra una importante abundancia a 3000 m en la vertiente seca, asimismo un considerable número de individuos a 3100 m en la vertiente húmeda. Con respecto a la forma de la ladera no se observan tendencias claras consistentes en ninguna de las especies, no obstante, *E. schultzii* y *E. angustifolia* muestran discrepancias en algunas de las situaciones.

III. Resultados

Tabla 3. Número de individuos promedio por parcela y error estándar por situación de acuerdo con la vertiente, altitud y forma de la ladera.

Especie	Vertiente	Altitud (m)	Forma de la ladera	Nº individuos
<i>E. schultzei</i>	Seca	3100	Cóncava	0,10 ± 0,11
			Convexa	1,00 ± 0,63
		3200	Cóncava	0,10 ± 0,11
			Convexa	6,30 ± 1,42
	Húmeda	3200	Cóncava	13,20 ± 2,96
			Convexa	8,80 ± 2,02
		3100	Cóncava	1,20 ± 0,73
			Convexa	3,40 ± 1,90
<i>E. angustifolia</i>	Seca	3000	Cóncava	1,30 ± 0,55
			Convexa	0,10 ± 0,11
		3100	Cóncava	26,20 ± 4,74
			Convexa	19,50 ± 3,49
		3200	Cóncava	21,30 ± 4,07
			Convexa	10,90 ± 2,57
	Húmeda	3200	Cóncava	9,30 ± 2,26
			Convexa	15,60 ± 2,70
<i>R. atropurpurea</i>	Seca	3000	Cóncava	0,90 ± 0,84
			Convexa	0,50 ± 0,53
		3100	Convexa	0,90 ± 0,74
			3200	Cóncava
<i>R. lindenii</i>	Seca	3000	Cóncava	17,20 ± 3,68
			Convexa	18,30 ± 2,60
		3100	Cóncava	0,30 ± 0,23
			Convexa	0,50 ± 0,42
		3200	Convexa	0,40 ± 0,42
			Húmeda	3200
	Convexa	0,30 ± 0,23		
	3100	Cóncava		42,00 ± 3,98
Convexa		42,30 ± 7,19		

I.-B Relaciones entre el diámetro y la altura de las rosetas con la altitud y la vertiente

A continuación se presenta gráficamente la relación del diámetro y la altura de las rosetas en las diferentes altitudes y vertientes en las que está presente *E. schultzii*. Los puntos corresponden a individuos de la especie y la línea representa la curva de mejor ajuste que describe la variación del diámetro de la roseta al incrementar la altura de la misma. La línea de tendencia presente en cada una de las figuras corresponde a una regresión logarítmica.

En primer lugar se muestran las figuras correspondientes a *E. schultzii* para la vertiente seca (figura 6) se presenta en la misma figura dos curvas donde cada una refleja el comportamiento de los individuos censados por punto altitudinal. Al comparar los valores máximos de altura y diámetro de las rosetas medidas en cada punto altitudinal (3100 m y 3200 m) se encuentra que no hay diferencias importantes entre ambas.

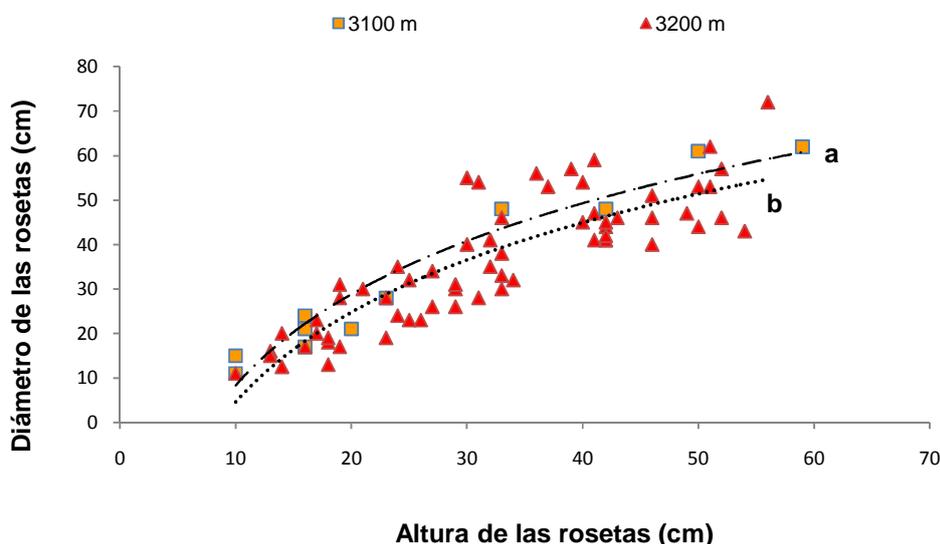


Figura 6. Relación del diámetro y la altura de la roseta en *Espeletia schultzii* en los dos puntos altitudinales de la vertiente seca en los que está presente. (a) 3100 m (n= 11 individuos), (b) 3200 m (n= 64 individuos).

E. schultzii está presente en las dos altitudes consideradas en la vertiente húmeda (3100 m y 3200 m). En la figura 7 se muestra la relación diámetro – altura para las dos altitudes. Es preciso señalar que existe una marcada diferencia entre ambas variables, pues tanto la altura como el diámetro máximos difieren en ambos puntos del gradiente encontrándose que a 3100 m en la vertiente húmeda los individuos de *E. schultzii* presentan valores de diámetro y altura máximos mayores a los registrados a 3200 m. En dicha figura se puede apreciar que las rosetas censadas a 3100 m alcanzan una altura máxima de 80 cm, mientras que los individuos a 3200 m poseen alturas máximas de 60 cm. En cuanto al diámetro, se observa un aumento en las rosetas a 3100 m en la

vertiente húmeda, ya que alcanzan valores máximos de 85 cm aproximadamente, a diferencia de 3200 m, punto altitudinal en el que se tienen valores máximos de 70 cm. Ahora bien, contrastando ambas vertientes a 3200 m no se encuentra una marcada diferencia.

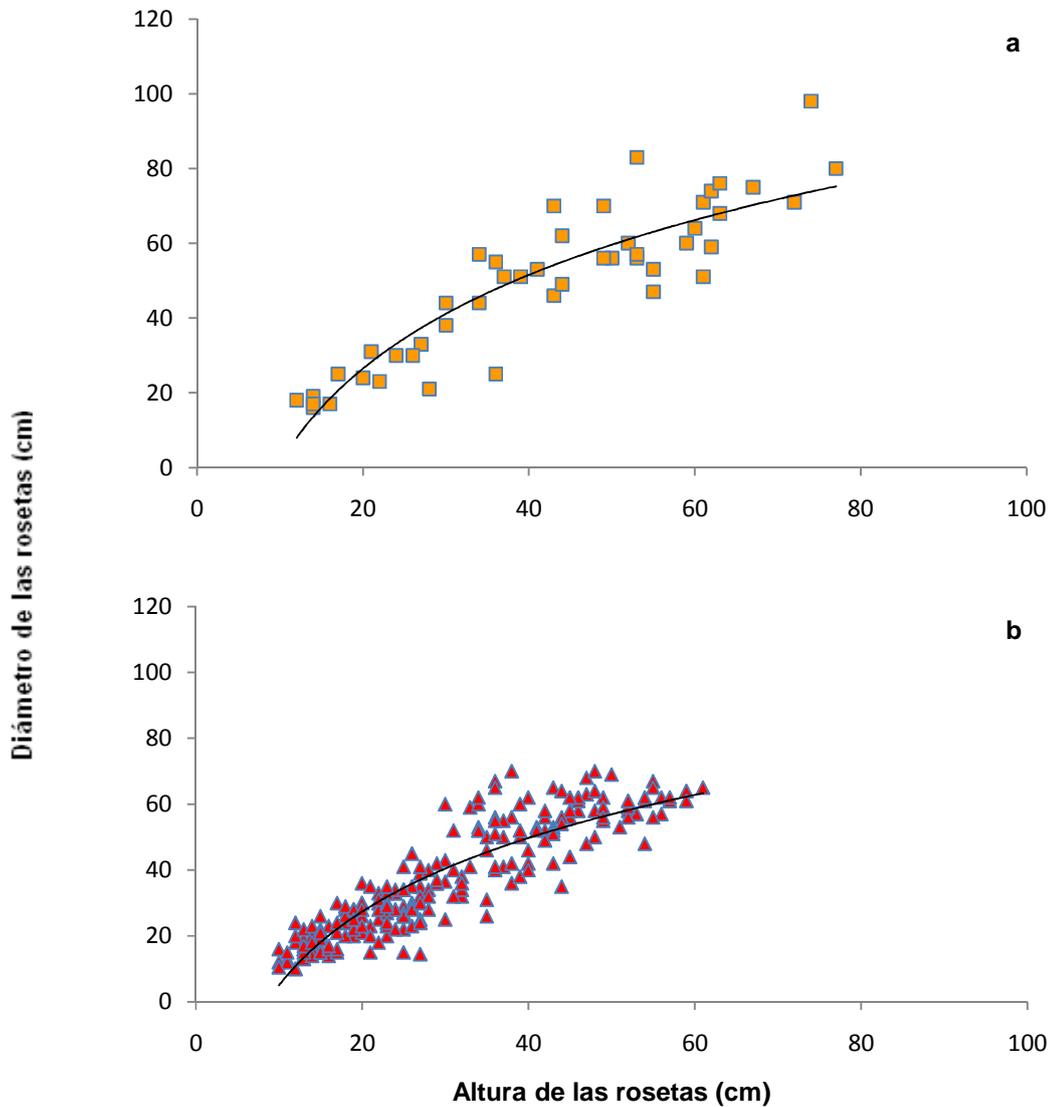


Figura 7. Relación del diámetro y la altura de la roseta en *Espeletia schultzii* en los dos puntos altitudinales donde se encuentra en la vertiente húmeda. (a) 3100 m (n= 47 individuos), (b) 3200 m (n= 220 individuos).

En cuanto a la relación entre el diámetro y la altura de las rosetas con la altitud y la vertiente para *E. angustifolia*, *R. atropurpurea* y *R. lindenii* es importante destacar que se hicieron análisis gráficos similares a los realizados para *E. schultzei*, destacándose así los resultados siguientes:

En primer lugar el mayor número de *E. angustifolia* en la vertiente seca se encuentra a 3100 m. Hay que hacer notar la ausencia de rosetas de tamaños mayores de 40 cm y menores de 15 cm a 3000 m, aunque el bajo número de individuos pone en duda la validez de lo observado. En cuanto a los valores de altura y diámetro máximo y mínimo registrados en los individuos censados en los dos puntos altitudinales restantes, se puede decir que son muy similares pues gráficamente no se observan diferencias importantes. De acuerdo con lo mencionado anteriormente, debe destacarse que esta especie no varía su altura y diámetro con el incremento de la altitud. En la única altitud donde fue registrada en la vertiente húmeda (3200 m) *E. angustifolia* presenta valores tanto de altura como de diámetro máximo y mínimo muy similares a los registrados en la vertiente seca. Asimismo, al comparar ambas vertientes a 3200 m se encontró que no hay diferencias en cuanto a los valores máximos de diámetro.

En *R. atropurpurea*, la densidad poblacional es considerablemente baja en el gradiente estudiado. Comparando los tres puntos altitudinales, puede decirse que no hay datos suficientes para apreciar posibles diferencias en alturas y diámetros máximos. No obstante, a 3100 m llama la atención la ausencia de individuos por debajo de 30 cm de altura. En este caso no pueden establecerse comparaciones entre altitudes debido al reducido número de individuos en cada caso.

La relación entre el diámetro y la altura de los individuos de *R. lindenii* en la vertiente seca, muestra que el mayor número de individuos se encontró a 3000 m, mientras que en los otros dos puntos altitudinales la densidad de dicha especie es muy baja. No es posible comparar las altitudes por las bajas densidades en las altitudes mayores. En la vertiente húmeda, presenta baja densidad a 3200 m. Sin embargo, contrastando ambas vertientes se observan importantes diferencias en altura, alcanzando éstos valores máximos en la vertiente húmeda, los cuales duplican los de la vertiente seca. Vale recordar que a 3100 m en la vertiente húmeda la vegetación adyacente es más alta (aproximadamente 130 cm) y densa (presencia de *Chusquea scandens* Kunth, *Hypericum laricifolium* Juss, *Chaetolepis lindeniana* Triana, *Gynoxys meridana* Cuatrec.), ocasionando un efecto similar al observado en *E. schultzei*, mientras que en la vertiente seca la vegetación circundante a las rosetas censadas de *R. lindenii* en ambos puntos del gradiente eran macollas de algunas especies de gramíneas fasciculadas, tales como: *Calamagrostis* Adans y *Festuca* L.

I.-C Estructuras de tamaño respecto a la altitud y a la vertiente

El estudio de las estructuras de tamaño de las poblaciones en las diferentes situaciones estudiadas muestra patrones particulares y diversos para cada especie. En la figura 8 se muestra gráficamente la distribución del número de individuos en función de clases de altura para las 4 especies encontradas en el área de estudio.

Las clases de tamaño de *E. schultzei* (figura 8a), se distribuyen uniformemente en los puntos altitudinales de ambas vertientes en los que fue censada, excepto a 3200 m en la vertiente húmeda donde la mayoría de los individuos pertenecen a las categorías de menor tamaño.

La distribución de tamaños de *E. angustifolia* (figura 8b), tanto en la vertiente seca como en la vertiente húmeda, muestra que el mayor número de individuos se ubican dentro de la primera clase de altura (10-20 cm), disminuyendo en forma progresiva, indicando una población con estructura piramidal con un alto porcentaje de los individuos en las clases más pequeñas.

La figura 8c refleja el número de individuos de *R. atropurpurea* encontrados en la vertiente seca, ya que en la vertiente húmeda no se encontró. La distribución no es uniforme, y el mayor número de rosetas para los dos puntos altitudinales con suficientes individuos se encuentra en la clase comprendida entre 30-40 cm. Son pocos tanto los individuos que se agrupan dentro de la clase de altura más pequeña, como los que pertenecen a la clase de altura más grande. Sin embargo, el bajo número de individuos arroja dudas sobre este resultado.

Por último, la figura 8d muestra la distribución de tamaños de *R. lindenii*. En este caso se observa un comportamiento diferente en cada vertiente. En la vertiente húmeda se presenta una distribución similar a una curva de gauss, es decir, el mayor número de individuos se presenta en las clases de altura intermedias, mientras que en los extremos de la estructura de tamaños el número de individuos tiende a disminuir. Por otra parte, en la vertiente seca el número de individuos se reduce a medida que aumenta el tamaño de la planta.

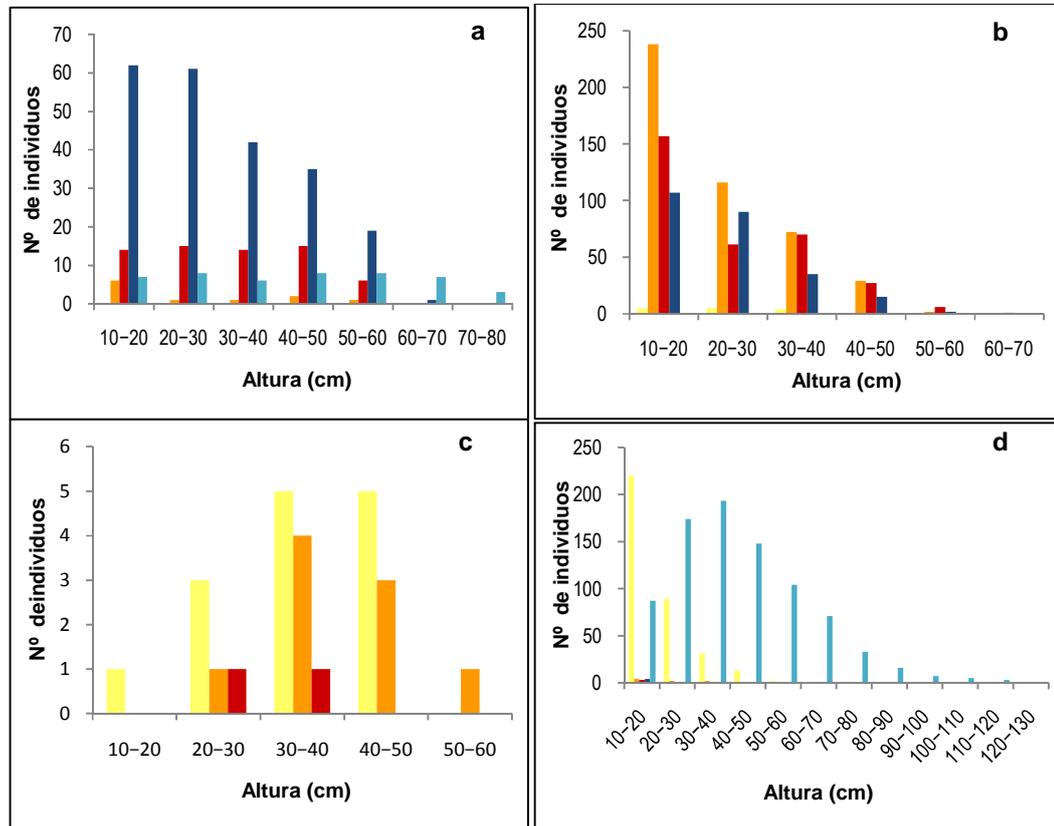


Figura 8. Distribución del número de individuos de las especies censadas en función de la altura de la roseta (cm) en las diferentes altitudes y vertientes. (a) *Espeletia schultzei*, (b) *Espeletopsis angustifolia*, (c) *Ruilopezia atropurpurea*, (d) *Ruilopezia lindenii*. (VS= Vertiente Seca, VH= Vertiente Húmeda). 3000m VS ■, 3100m VS ■, 3200m VS ■, 3200m VH ■, 3100m VH ■.

Parte II. Características morfológicas de las especies

II.-A Área foliar, área foliar específica y propiedades ópticas

En la tabla 4 se puede observar los valores promedio del área foliar, área foliar específica y de las propiedades ópticas de las hojas (reflectancia, transmitancia y absorbancia) medidas en hojas de las especies más abundantes a lo largo del gradiente altitudinal y en ambas vertientes (húmeda y seca). Cabe aclarar que en la vertiente húmeda a 3000 m no hay valores ya que en ese punto altitudinal no se realizaron censos de vegetación debido a la ausencia de rosetas, a 3100 m no se encontraron individuos de *E. angustifolia* y *R. atropurpurea* en la vertiente húmeda no presenta valores en ningún punto altitudinal porque estaba ausente. En la vertiente seca a 3000 m no se muestran valores para *E. schultzii* debido a que no se encontraron individuos en este punto altitudinal, mientras que en el caso de *R. atropurpurea* no se presentan valores a 3100 m y a 3200 m debido a la baja densidad poblacional encontrada en ambos puntos del gradiente. Lo mismo sucede en el caso de *R. lindenbergii* sólo a 3200 m.

En primer lugar, los valores de área foliar que se presentan en la tabla 4, permiten decir que esta variable morfológica en general tiende a disminuir a medida que incrementa la altitud, a excepción de *E. angustifolia*. En el caso de *E. schultzii* se tiene que el área foliar es estadísticamente distinta cuando se establecen comparaciones entre altitudes de una misma vertiente, disminuyendo a medida que incrementa la altitud. Cuando se contrastan vertientes a una misma altitud se encuentra que a 3100 m no existen diferencias significativas, mientras que a 3200 m el área foliar es mayor en la vertiente seca que en la vertiente húmeda. En el caso de *R. atropurpurea* no se realizan comparaciones entre altitudes dentro de la vertiente seca debido a que sólo se hicieron medidas de área foliar a 3000 m, y a su vez no se hacen comparaciones entre vertientes porque no se encontró en la vertiente húmeda. *R. lindenbergii* disminuye significativamente su área foliar con el aumento de la elevación; al comparar ambas vertientes se tiene que hay diferencias estadísticamente significativas a 3100 m, siendo mayor en la vertiente húmeda.

En relación con la variación del área foliar específica existente en las especies más abundantes a lo largo del gradiente altitudinal y en ambas vertientes se encontró en primer lugar, que *E. schultzii* no varía de manera significativa en el gradiente en ninguna de las vertientes. *E. angustifolia* en la vertiente seca varía el área foliar específica, pero no presenta una tendencia. En el caso de *R. atropurpurea* no se hicieron comparaciones debido a que las medidas sólo se realizaron a 3000 m en la vertiente seca por ser el punto altitudinal que presentó mayor número de individuos. *R. lindenbergii* tanto en la vertiente seca como en la vertiente húmeda tiende a disminuir significativamente el área foliar específica al incrementar la altitud.

Con respecto a los valores promedio de las propiedades ópticas (tabla 4) se observa que en la vertiente seca tanto *E. schultzii* como *E. angustifolia* presentan valores de reflectancia similares. No obstante, a 3200 m en la vertiente húmeda *E. angustifolia* refleja más radiación que *E. schultzii*. De las especies estudiadas, las hojas de *R. atropurpurea* son las que menos reflejan la radiación. Por otra parte, *R. lindenbergii* es la que muestra variación altamente significativa a lo largo del gradiente, siendo mayor en la vertiente seca, donde a 3100 m refleja el doble de radiación que a 3000 m, y a su vez entre vertientes, ya que a 3100 m los valores de reflectancia difieren significativamente, obteniéndose valores de reflectancia considerablemente bajos en la vertiente húmeda. En general, las hojas de los individuos encontrados en la vertiente seca reflejan más que los encontrados en la vertiente húmeda, salvo en el caso de *E. angustifolia*.

En relación a los valores de transmitancia se puede notar la poca variación que existe en los mismos, ya que se tienen valores muy similares a lo largo del gradiente y entre vertientes. No obstante, *E. angustifolia* varía significativamente a 3200 m cuando se comparan ambas vertientes.

Finalmente, se presentan los valores promedio de absorbancia, donde *E. schultzei* presenta diferencias significativas cuando se contrastan ambas vertientes a 3200 m, absorbiendo más los individuos hallados en la vertiente húmeda, *E. angustifolia* no difiere entre altitudes y vertientes. Es notable la variación entre algunas especies, tal es el caso de *R. atropurpurea* la cual absorbe más radiación que las demás especies. En último lugar, *R. lindenii* difiere significativamente cuando se establecen comparaciones entre altitudes de una misma vertiente y a 3100 m en ambas vertientes, presentando mayor absorbancia los individuos de la vertiente húmeda.

III. Resultados

Tabla 4. Promedio y error estándar del área foliar, área foliar específica y de las propiedades ópticas de las hojas (reflectancia, transmitancia y absorbancia) medida en hojas de las especies más abundantes en ambas vertientes y a lo largo del gradiente altitudinal. S= Vertiente Seca, H= Vertiente Húmeda, AF= Área foliar, AFE= Área foliar específica, Reflec= Reflectancia, Tram= Transmitancia, Abs= Absorbancia. Letras minúsculas= comparaciones estadísticas entre altitudes de una misma vertiente, letras mayúsculas= comparaciones estadísticas entre vertientes a una misma altitud. Los valores de error estándar en porcentaje correspondientes aparecen en paréntesis. Las comparaciones de media se hicieron con pruebas de t.

Especie	Vertiente	Altitud (m)	AF (cm ²)	AFE (cm ² /g)	% Reflec	% Tram	% Abs
<i>E. schultzi</i>	S	3100	187,19 (4,12) a	58,55 (0,62)	24,64 (0,78)	2,51 (0,14) a	72,84 (0,81) a
		3200	127,15 (3,69) b A	58,07 (0,92)	27,04 (0,67) A	3,82 (0,10) b	69,15 (0,65) b A
	H	3100	186,47 (4,23) a	60,66 (0,62)	24,19 (0,58)	2,39 (0,09)	73,42 (0,62)
		3200	113,69 (4,92) b B	58,99 (1,25)	23,12 (0,53) B	2,28 (0,09)	74,60 (0,51) B
<i>E. angustifolia</i>	S	3000	23,35 (0,47) a	45,98 (1,34) a	28,05 (0,71)	5,86 (0,68) a	65,93 (0,99)
		3100	22,78 (0,73) a	49,04 (1,21) b	29,25 (0,57)	2,18 (0,04) b	68,57 (0,55)
		3200	28,33 (0,67) b	39,85 (0,28) c	29,55 (0,66)	2,73 (0,04) b A	67,73 (0,65)
	H	3200	26,80 (0,64)	38,94 (0,73)	32,30 (0,88)	0,98 (0,05) B	66,72 (0,89)
<i>R. atropurpurea</i>	S	3000	110,43 (5,43)	44,40 (0,80)	8,53 (0,12)	2,95 (0,05)	88,54 (0,13)
<i>R. lindenii</i>	S	3000	37,81 (0,92) a	67,90 (0,92) a	17,25 (0,70) a	3,54 (0,19)	79,01 (0,77) a
		3100	31,19 (0,55) b A	51,93 (0,37) b A	35,96 (0,85) b A	2,63 (0,06) A	62,41 (0,86) b A
	H	3100	59,47 (1,60) a B	78,69 (0,61) a B	12,25 (0,41) a B	3,88 (0,11) B	83,87 (0,40) B
		3200	51,42 (1,89) b	51,82 (0,82) b	16,52 (0,85) b	2,77 (0,24)	80,71 (0,83)

IV. DISCUSIÓN

Los resultados indican que la distribución de las rosetas a lo largo del gradiente altitudinal en las dos vertientes muestra patrones diferenciales entre especies a pesar de que las diferencias en altitud son sólo de 100 m. Además, los resultados coinciden con lo referido por Alvizu (2004), quien encuentra que existen cambios importantes en la riqueza, la complejidad y la composición florística al comparar gradientes altitudinales ubicados en vertientes diferentes en el páramo. Indica este autor, además, que el estudio de la respuesta a lo largo de estos gradientes de comunidades vegetales presenta la facilidad de trabajar con cambios ambientales de gran magnitud en distancias relativamente cortas. En este sentido vale resaltar que la altitud y más aún las variables ambientales que cambian con el aumento de la misma guardan relación con la abundancia de las especies estudiadas.

Es de especial importancia en el marco de esta investigación profundizar en la respuesta de las distintas especies censadas en función de los factores topoclimáticos y de las diversas variables morfológicas estudiadas. Es de resaltar que las cuatro especies presentan una gran diversidad de patrones demográficos y morfológicos con respecto a las variables topoclimáticas consideradas. A continuación se analizarán las especies por separado.

***Espeletia schultzii* Wedd.**

Esta especie aumenta su abundancia con el incremento de la altitud en ambas vertientes siendo mayor en la vertiente húmeda. Como se expone en la tabla 2, presenta valores positivos significativos de t para las regresiones múltiples en relación a las variables consideradas sólo para la altitud. En cuanto al tamaño de las rosetas, en la vertiente seca no se encontró diferencias en altura y diámetro de las mismas, posiblemente porque el gradiente altitudinal en el que se muestreó es muy corto para *E. schultzii*, debido a que esta especie presenta un rango altitudinal más amplio; tal como lo señalan Azócar y Rada (2006). Estos autores afirman que esta especie presenta un amplio intervalo de distribución altitudinal, siendo la única del género que crece desde los 2800 hasta los 4300 m. Por otra parte, en la vertiente húmeda se encontró que el diámetro y la altura de estas rosetas disminuyen marcadamente con el aumento de la elevación, esto pudiese ser porque a 3100 m la vegetación adyacente a las rosetas caulescentes es más densa y más alta que la que se presenta a 3200 m. Esto pudiera estimular la elongación del tallo, producto de la competencia por la luz solar, contrario a lo que se esperaba de acuerdo con lo propuesto por Smith (1980), quien señala que la altura de los tallos en *E. schultzii* aumenta al incrementar la altitud. Cabe destacar que nuestro estudio sólo abarcó una pequeña fracción del gradiente altitudinal de distribución de la especie. Al analizar la estructura de tamaños respecto a la altitud y a la vertiente, se asume que el tamaño tiene relación con el estadio de desarrollo, incluso eventualmente la edad. En este sentido, la estructura de tamaños en *E. schultzii* es uniforme en la vertiente seca y a 3100 m en la vertiente húmeda. Sin embargo, a 3200 m en la vertiente húmeda predominan individuos pequeños, lo cual podría indicar que dicha población está en expansión y por lo tanto podría tener una dinámica poblacional diferente.

Otras características morfológicas estudiadas corresponden al área foliar, el área foliar específica y las propiedades ópticas de las hojas. En el caso de *E. schultzii* se encontraron importantes variaciones en el área foliar, la cual disminuye a medida que incrementa la altitud en ambas vertientes. Castrillo (2006) estableció comparaciones en tres poblaciones altitudinales de *E. schultzii* y encontró que el área foliar específica (AFE) disminuye a valores altos de radiación y además que este descenso es principalmente debido a la reducción del área foliar (AF) con la altitud y al aumento del peso seco. Adicionalmente nuestros resultados coinciden con los de Briceño *et al* (2000) quienes señalan que en dos especies del género *Lupinus* el tamaño de la hoja disminuye con

el aumento de la altitud. Es de interés mencionar que contrastando vertientes se encontró que a 3200 m en la vertiente seca el área foliar es mayor que en la vertiente húmeda. Arzac (2008) señala que la disminución en el tamaño de la lámina foliar hacia altitudes mayores puede ser una respuesta a las bajas temperaturas. Posiblemente por esta razón el área foliar medida en las rosetas censadas en la vertiente húmeda sea menor, ya que a medida que incrementa la altitud disminuye la temperatura y aumentan los valores de radiación. Es preciso mencionar para *E. schultzii* que mientras el área foliar disminuye, el área foliar específica no varía a lo largo del gradiente y entre vertientes, lo cual podría indicar que ambas medidas morfológicas no están asociadas en forma similar con los diferentes aspectos medioambientales asociados a las variables topográficas.

Es notable que la pubescencia represente una de las características morfológicas más conspicuas desarrolladas por la mayoría de las especies del complejo *Espeletia*, tal como lo señala Rosquete (2004). Si bien la pubescencia no es objeto de estudio en la presente investigación, es un factor ineludible en la interpretación de las propiedades ópticas medidas en las especies censadas en los puntos altitudinales de ambas vertientes. La pubescencia tiene entre otros efectos, un impacto en la relación absorbancia/reflectancia de las hojas. En *E. schultzii* se encontró que la reflectancia es mayor en la vertiente seca, coincidiendo con la disminución del área foliar. Asimismo, es posible que el aumento de la reflectancia esté relacionado con el aumento de la radiación y la disminución de la temperatura, asociados al incremento en altitud, particularmente en la vertiente seca. En cuanto a la absorbancia se encontraron valores similares a lo largo del gradiente en ambas vertientes. Resultados similares fueron obtenidos por Meinzer *et al* (1985), quienes señalan que en poblaciones de *E. schultzii* en un gradiente altitudinal desde 2600 m hasta 4200 m, el espesor de la pubescencia incrementa grandemente, mientras que la absorbancia de la radiación solar se mantiene más o menos similar a través del gradiente. No obstante, al contrastar vertientes a 3200 m se encontró que la absorbancia es mayor en la vertiente húmeda. Posiblemente estos resultados se deban a la nubosidad presente en dicha vertiente, lo cual conlleva a una reducción de la radiación solar. Se debe tener presente que estas propiedades están estrechamente relacionadas con la edad de la hoja, pues así lo señala Goldstein (1989), indicando que la absorbancia de la hoja incrementa con la edad, mientras que la reflectancia disminuye con el incremento de la misma, en tanto que la transmitancia es indiferente a la edad de la hoja. Sin embargo, dado que se tomaron hojas de similar edad, es de esperar que este factor no tenga mayor impacto en las tendencias observadas.

***Espeletopsis angustifolia* Cuatrec.**

En *E. angustifolia* se encontró que predomina a mayores altitudes en la vertiente seca, siendo ligeramente más abundante a 3100 m. Al igual que en *E. schultzii* la distribución de las rosetas de *E. angustifolia* pareciera estar determinada por la altitud. De acuerdo con la tabla 2, presenta valores positivos significativos de *t* para las regresiones múltiples en relación a las variables consideradas sólo para la altitud. Al analizar la distribución altitudinal en la vertiente húmeda se encontró que esta especie es más abundante a 3200 m donde la vegetación es poco densa, baja y donde predominan generalmente gramíneas. No obstante, llama la atención la ausencia de rosetas de dicha especie en la vertiente húmeda a 3100 m; es posible que la alta y densa vegetación arbustiva que caracteriza dicho punto altitudinal limite su establecimiento. La presencia del arbustal impide la entrada de radiación solar a la superficie del suelo, y podría limitar el establecimiento de *E. angustifolia*. Haciendo énfasis en las variables morfológicas medidas para dicha especie, vale resaltar que no se encontraron diferencias en altura y diámetro con el aumento de la elevación en el gradiente y en ambas vertientes. Este resultado podría indicar que debido a que el gradiente altitudinal en el que se realizaron los censos de vegetación es corto, las variaciones morfológicas no son significativas. Cabe acotar que esta especie posee un rango altitudinal amplio, como lo señalan Briceño y Morillo (2002) indicando que se distribuye en los páramos venezolanos desde 2600 m hasta 3500 m.

Con respecto a la estructura de tamaños de *E. angustifolia* hay que hacer notar que tanto en la vertiente seca como en la vertiente húmeda el mayor número de individuos se ubica dentro de la primera clase de altura disminuyendo en forma progresiva. Esto podría indicar que *E. angustifolia* presenta una población con estructura piramidal con un alto porcentaje de los individuos en las clases de altura más pequeñas. Estos resultados sugieren que la mayoría de la población pudiera corresponderse con individuos juveniles, lo cual sería indicativo de que la población está en crecimiento. Situaciones similares han sido registradas en el súper páramo, por Estrada y Monasterio (1988), quien encontró que la estructura de las poblaciones para *Coespeletia spicata* está dominada por individuos pertenecientes a las categorías de tamaño más pequeñas. Un 60% se agrupa en la categoría menor a 20 cm de altura del tallo, un 30% entre 21 y 60 cm y un 10% entre 61 y 160 cm. Esta estructura de tamaños en forma de "J invertida" ha sido atribuida por Silvertown (1982) a poblaciones que presentan una distribución de tamaños estable. Los resultados obtenidos para *E. angustifolia* presenta un patrón similar de estructura poblacional. Además de una estructura poblacional similar entre situaciones estudiadas, ni el tamaño de las plantas ni el diámetro de las rosetas presentan variaciones importantes a lo largo de dichas situaciones.

En cuanto al área foliar de las hojas de *E. angustifolia* en la vertiente seca, se encontró un aumento significativo al comparar 3000 m y 3100 m con 3200 m de altitud. Con respecto al área foliar específica en la vertiente seca las variaciones que se encontraron no presentan una tendencia clara, no obstante se encontró un incremento de esta variable al comparar 3000 m con 3100 m, lo que puede indicar que dicha variable está desacoplada del área foliar. Tendencias similares han sido registradas en otras partes del mundo, tal es el caso de lo que reporta Choler (2005), quien estudió los cambios en plantas con características morfológicas alpinas a lo largo de un gradiente mesotopográfico y encontró que una de las covariaciones principales entre las características morfológicas y el hábitat es un incremento del área foliar específica.

En relación con las propiedades ópticas se encontró en *E. angustifolia* que tanto la reflectancia como la absorbancia no presentan diferencias a lo largo del gradiente estudiado e inclusive al comparar vertientes. Es importante destacar, que los valores de absorbancia obtenidos para esta especie son los más bajos entre las rosetas censadas en el páramo de San José. Este resultado podría indicar que la mayor reflectancia de *E. angustifolia* está asociada a su pubescencia en apariencia más densa. Esto coincide con lo que señala Meinzer *et al* (1985), quienes indican que la pubescencia reduce la absorción de radiación solar. Finalmente, la transmitancia varía significativamente a 3200 m cuando se comparan ambas vertientes, encontrándose que transmiten más los individuos censados en la vertiente seca.

***Ruilopezia atropurpurea* (A. C. Sm.) Cuatrec.**

Con respecto a *Ruilopezia atropurpurea* debe señalarse que sólo se encontró en la vertiente seca, siendo su densidad considerablemente muy baja, debido a esto no se logró diferenciar su abundancia de acuerdo con la altitud. De hecho la regresión entre el número de individuos no es significativa en relación a las variables topoclimáticas. El bajo número de rosetas censadas impide detectar eventuales diferencias. Por esta misma razón no se analizó la relación entre el diámetro y la altura con la altitud. Sin embargo, su mayor abundancia en altitudes menores del gradiente podría ser indicativo de condiciones más favorables a menor altitud. No obstante, sugerimos hacer un muestreo más exhaustivo para verificar esta hipótesis. Es oportuno destacar, que Sodja (2001), señaló que esta especie es poco frecuente en el páramo en zonas de poca humedad, contrario a lo que se encontró en este estudio, ya que dicha especie se observa en lugares precisamente con suelos de poca humedad, ya que no fue encontrada en la vertiente húmeda. Por otra parte, Rosquete (2004) señaló para La Aguada que especies del género *Ruilopezia* se encuentran por debajo de los 3500 m de

altitud. Cabe destacar, que en el páramo de San José las rosetas pertenecientes a este género ocupan altitudes iguales o inferiores a 3100 m. En relación con la estructura de tamaños se encontró que la distribución no es uniforme y que el mayor número de rosetas se encuentra en la clase de altura intermedia. Estos resultados podrían sugerir que la población estudiada de *R. atropurpurea* presenta problemas de crecimiento poblacional, ya que por su estructura de tamaños es posible que esté en declive en todos los puntos altitudinales en los que se muestreó. Con relación a esto también sugerimos ampliar el muestreo para determinar la veracidad de la hipótesis.

Analizando las propiedades ópticas en *R. atropurpurea* se encontró que las hojas de dicha especie son las que menos reflejan en comparación con las demás rosetas registradas, y a su vez las que más radiación absorben. Resultados similares encontró Rosquete (2004), quien estudió el balance energético foliar en *R. atropurpurea* y *E. schultzii*, encontrando que las estrategias con que ambas especies enfrentan el exceso de radiación son contrastantes, *R. atropurpurea* refleja aproximadamente la mitad de la radiación que refleja *E. schultzii* pero transmite el doble.

Analizando las propiedades ópticas en *R. atropurpurea* se encontró que las hojas de dicha especie son las que menos reflejan en comparación con las demás rosetas registradas, y a su vez las que más radiación absorben. Resultados similares encontró Rosquete (2004), quien estudió el balance energético foliar en *R. atropurpurea* y *E. schultzii*, encontrando que las estrategias con que ambas especies enfrentan el exceso de radiación son contrastantes, *R. atropurpurea* refleja aproximadamente la mitad de la radiación que refleja *E. schultzii* pero transmite el doble.

***Ruilopezia lindenii* (Sch. Bip. ex Wedd.) Cuatrec.**

Por último, en *R. lindenii* se encontró que su abundancia disminuye considerablemente en ambas vertientes a medida que incrementa la elevación. En efecto, el análisis de regresiones indica que la distribución de esta especie guarda relación negativa con la altitud, y positiva con la pendiente. Con respecto a la relación entre el diámetro y la altura, se encuentra que existen importantes diferencias entre vertientes sobre todo en altura, siendo ésta mayor a 3100 m en la vertiente húmeda. Este aumento posiblemente sea debido a que la vegetación adyacente observada en dicho punto altitudinal es muy densa y alta, a diferencia de la que se pudo apreciar a lo largo de la vertiente seca, donde la vegetación es menos densa y muy baja. Tal como se observó en *E. schultzii*, es probable que la mayor altura y densidad de la vegetación estimule el crecimiento en altura de las rosetas. Los resultados indican que en la vertiente húmeda el mayor número de individuos se presenta en las categorías de alturas intermedias, predominando los individuos censados a 3100 m, mientras que en la vertiente seca el mayor número de individuos se presenta en las clases de altura más pequeñas, dominadas éstas clases a su vez por las rosetas registradas a 3000 m. Este último resultado sugiere que dicha población pudiese encontrarse en crecimiento en la vertiente seca y no en la húmeda y, además muestra que la estructura de tamaños en *R. lindenii* presenta distintos óptimos altitudinales en ambas vertientes. De manera similar Hernández (2006), encuentra en el páramo de Piedras Blancas que existen diferencias en el óptimo altitudinal en los distintos estadios de las rosetas caulescentes.

Al analizar el área foliar y el área foliar específica para esta especie se encontró que ambas variables disminuyen significativamente al incrementar la altitud. Resultados similares fueron obtenidos por Ackerly *et al* (2001), en especies arbustivas, encontrando que el tamaño foliar y el área foliar específica disminuyen con el incremento de la incidencia de la radiación solar. Cabe señalar que al establecer comparaciones entre vertientes a 3100 m se logró determinar que el área foliar es mayor en la vertiente húmeda. Es importante destacar que en comparación con las otras especies estudiadas el área foliar obtenida en *R. lindenii* presenta una tendencia similar a la de *E. schultzii*. Sin

embargo, los resultados obtenidos para *E. angustifolia* no muestran la misma tendencia de las especies antes mencionadas.

Por otra parte, las propiedades ópticas de las hojas muestran variaciones altamente significativas a lo largo del gradiente, ya que se encontró que la reflectancia incrementa con el aumento de la altitud, siendo significativamente mayor en la vertiente seca. Posiblemente este resultado explique la disminución del área foliar y del área foliar específica con el aumento de la altitud hallada en ambas vertientes. Además, se encontró que la absorbancia es mayor en la vertiente húmeda, dejando claro que en dicha vertiente estas rosetas absorben más de lo que reflejan. Estos resultados sugieren que el aparente menor espesor de la pubescencia comparado con las láminas foliares de *E. schultzii* y *E. angustifolia*, permite una mayor absorción de radiación solar y podría indicar también que la modificación de sus caracteres morfológicos le permite tolerar la alta radiación a mayores elevaciones.

Haciendo un análisis integrado entre la distribución y las estrategias adaptativas al comparar las diferentes especies se encuentra que las rosetas caulescentes policárpicas (*E. schultzii* y *E. angustifolia*) poseen mecanismos entre los que destacan los tricomas foliares, los cuales les confieren la capacidad de mantener el balance de energía en las hojas, disminuyendo la absorción de radiación UV, como lo señalan Azócar y Rada (2006). Por otra parte, las rosetas caulescentes pubescentes presentan mecanismos de evasión y tolerancia (sobreenfriamiento, congelamiento extracelular, tolerancia a la deshidratación celular, otros) que a través de sus estructuras aislantes y protectoras favorecen su establecimiento a mayores elevaciones donde las condiciones ambientales son más extremas. Por otra parte, para las rosetas caulescentes monocárpicas (*R. atropurpurea* y *R. lindenii*) y glabras por el haz (*R. atropurpurea*) es más difícil colonizar puntos altitudinales muy elevados debido a la ausencia de estructuras indispensables para evadir los diferentes tipos de estrés que se presentan en la alta montaña tropical (baja energía térmica, alta radiación solar que incide sobre la superficie y bajas presiones parciales de dióxido de carbono, aunado a la baja disponibilidad hídrica principalmente durante la época seca). Por tanto, las especies de rosetas caulescentes pubescentes pudieran estar mejor adaptadas a bajas temperaturas y elevada radiación en comparación con las rosetas caulescentes glabras, y por este motivo tienen la capacidad de establecerse en altitudes mayores y en laderas donde las temperaturas son bajas Arzac (2008). Esta afirmación coincide con los resultados antes discutidos, dado que en el páramo de San José se encontró mayor abundancia de rosetas caulescentes pubescentes en la vertiente húmeda; siendo estas las que presentan los mayores valores de reflectancia y menores de absorbancia en comparación con los obtenidos para las rosetas caulescentes glabras.

Las rosetas en el páramo de San José: conclusiones finales

En términos generales, para todas las especies existen varios hechos importantes: 1.- Las variables topoclimáticas, principalmente la altitud y la vertiente, juegan un papel determinante tanto en la distribución como en la abundancia de las especies censadas sobre el gradiente de estudio (3000 a 3200 m de altitud). Asimismo, dichas variables se relacionan con la estructura de tamaños y la morfología de las rosetas caulescentes. Esto podría evidenciar que las pequeñas variaciones ambientales en el corto gradiente altitudinal estudiado ejercen efectos diferenciales sobre las especies, dependiendo de la naturaleza de las mismas, tal como lo mencionan Guisan y Thuiller (2005). 2.- La abundancia de las especies de rosetas policárpicas tiende a aumentar con el incremento de la altitud, salvo *E. angustifolia* en la vertiente húmeda, mientras que las especies de rosetas monocárpicas disminuyen considerablemente con el aumento de la misma. 3.- En general a medida que aumenta la altura de la roseta aumenta su diámetro. Sin embargo, se puede observar que las curvas que relacionan diámetro y altura de las rosetas tienden a una saturación, indicando

que a partir de cierto punto para variaciones significativas de altura existe un mínimo cambio del diámetro de la roseta. 4.- A través de las curvas que relacionan diámetro y altura se puede inferir que a medida que aumenta la elevación, la altura de las rosetas pertenecientes a los géneros *Espeletopsis* y *Ruilopezia* no presenta variaciones importantes a lo largo del gradiente dentro de una misma vertiente, mientras que *E. schultzii* disminuye significativamente su altura con el aumento de la altitud en la vertiente húmeda. 5.- En relación con las propiedades ópticas de las hojas se encontró que generalmente las hojas de los individuos encontrados en la vertiente seca reflejan más que los encontrados en la vertiente húmeda, salvo en el caso de *E. angustifolia*. 6.- Contrastando las especies de rosetas policárpicas se encontró que en ambas vertientes *E. angustifolia* refleja más que *E. schultzii*. 7.- Al comparar *R. atropurpurea* (Especie glabra por el haz) con *E. schultzii* (Especie pubescente) se encontró que la primera refleja muy poca radiación en comparación con *E. schultzii*, a su vez de las 4 especies censadas *R. atropurpurea* es la que transmite y absorbe más. 8.- Los resultados podrían evidenciar una vez más el efecto de las variables asociadas con la altitud sobre la morfología de las especies, permitiendo sugerir como en un gradiente tan corto las variaciones para algunas especies son significativas.

Tomando como base lo expuesto anteriormente se concluye que la distribución y abundancia de las especies difieren frente a los diferentes factores topoclimáticos, principalmente de la altitud y la vertiente, por tanto se acepta la primera hipótesis para *E. schultzii*, *E. angustifolia* y *R. lindenii* y se rechaza para *R. atropurpurea*.

Con respecto a las relaciones entre el diámetro y la altura de las rosetas con la altitud y la vertiente, se encontró para todas las especies que ambas variables morfológicas no aumentan con el incremento de la altitud, por el contrario, *E. schultzii* disminuye, mientras *E. angustifolia* y *R. lindenii* no varían significativamente. En consecuencia, se rechaza la segunda hipótesis propuesta inicialmente, la cual establece que así como las especies pertenecientes a los géneros *Espeletia* y *Coespeletia* tienden a aumentar su altura con la altitud en el súper páramo, en el páramo otras especies de rosetas caulescentes presentan la misma tendencia. Esta hipótesis no se cumple al menos para gradientes como el estudiado (3000 m – 3200 m).

De acuerdo con los señalamientos presentados se acepta parcialmente la hipótesis que establece que tanto el área foliar como el área foliar específica de las hojas de las especies de rosetas caulescentes disminuyen con la altitud, tal como ocurre en la mayoría de las especies, resultado posiblemente del aumento de la radiación, de la disminución de la temperatura y el aumento del estrés hídrico. De hecho, los resultados obtenidos muestran dicha tendencia sólo en una de las especies, por tanto se acepta la hipótesis para *R. lindenii* y se rechaza para *E. schultzii* y *E. angustifolia*. Tomando como base lo antes mencionado, es posible sugerir que la reducción del área foliar y del área foliar específica constituye una estrategia adaptativa a la alta radiación solar, y eventualmente al estrés hídrico, sin embargo, no se observa en todas las especies. Es posible que tanto en *E. schultzii* como en *E. angustifolia* se observen diferencias en gradientes altitudinales mayores, dado que empleando un corto gradiente se encontró que ambas variables están desacopladas debido a que muestran tendencias distintas.

Como se pudo apreciar, los resultados de las propiedades ópticas de las hojas permiten aceptar la hipótesis que señala que si la alta radiación es un factor limitante para las plantas en el páramo de San José, los caracteres morfológicos que incrementan la reflexión se verán aumentados a mayores altitudes. Hay que hacer notar, que se toma como principal característica morfológica para estos análisis si las láminas foliares tienen o no pubescencia por la parte adaxial. Así se tiene que en general aquellas especies que son más pubescentes reflejan más, están presentes a mayores altitudes y absorben menos radiación que las que son totalmente glabras. En consecuencia, se podría

indicar que las propiedades ópticas dependen de la morfología foliar de la especie y que esta se relaciona con la altitud a la que crece la planta. Es interesante que estos cambios se observen aún en un gradiente altitudinal relativamente corto.

Es importante señalar lo que refiere Arzac (2008), quien mediante la utilización de modelos de predicción de distribución logra evidenciar que incrementos de la temperatura ocasionarían una disminución notable en la abundancia de las rosetas caulescentes pubescentes restringiéndolas hacia zonas altas del ecotono que existe entre el bosque paramero y el páramo andino. Situándonos bajo escenarios de cambio climático con un aumento de la temperatura y de la precipitación, se esperaría que las rosetas caulescentes pubescentes censadas en el páramo de San José avancen a altitudes superiores logrando establecerse en lugares donde las condiciones climáticas sean más favorables para su crecimiento. Sin embargo, en el caso de *E. schultzii*, especie que presenta su mayor abundancia en el punto altitudinal más elevado del gradiente, tendería a desaparecer sólo los individuos que estén presentes en los puntos altitudinales más elevados, ya que las rosetas de altitudes inferiores tenderían a subir para lograr establecerse en ambientes donde las condiciones sean más aptas para su crecimiento. Por otra parte, si la precipitación incrementa como consecuencia del cambio climático, se espera que aumente la humedad en ambas vertientes, lo cual ocasionaría que las rosetas que sólo se muestrearon en la vertiente seca, ejemplo de ello *R. atropurpurea*, presenten dificultades para mantenerse.

Finalmente, la principal limitación encontrada para analizar la distribución de las especies de rosetas caulescentes y sus variaciones morfológicas con relación a variables topográficas fue el corto gradiente altitudinal en el que se realizaron los censos de vegetación, lo que posiblemente ocasionó que se encontraran pocas variaciones significativas a lo largo del mismo en algunas de las especies. En este sentido, se recomienda realizar estudios en un gradiente altitudinal más amplio, donde se analicen principalmente variables morfológicas y ecofisiológicas, sugiriéndose esta investigación sobre todo para *E. schultzii*, por ser una de las especies que se establece en un rango altitudinal más amplio. También se sugiere realizar estudios poblacionales más exhaustivos donde se analicen principalmente los factores ambientales que están influyendo para que las rosetas estudiadas en esta investigación presenten tal estructura poblacional. Asimismo se sugiere una investigación donde se comparen las relaciones hídricas entre especies policárpicas y monocárpicas contrastando vertientes. Por otra parte, se propone realizar una caracterización climática de estos páramos, debido a que la carencia de estos datos limita la interpretación de los análisis de la vegetación. Finalmente, se considera de particular interés los estudios genéticos de estas especies, por la alta incidencia de posibles híbridos interespecíficos observados durante la realización de nuestro estudio en el páramo de San José.

V. Referencias bibliográficas

- Abele, A. 2000. Estudio florístico de un relicto de bosque montano alto ubicado al sur de la Sierra Nevada de Mérida Venezuela. Trabajo Especial de Grado. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias. Mérida, Venezuela. 153 pag.
- Ackerly, D., Knight, C., Weiss, S., Barton, K. y Starmer, K. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*. 130: 449-457.
- Alvizu, P. 2004. Complejidad y respuesta funcional de la vegetación de páramo a lo largo de gradientes altitudinales. Tesis Doctoral. Universidad de los Andes, Postgrado en Ecología Tropical. Mérida. Venezuela. 115 pag.
- Andressen, R. y Ponte, R. 1973. Climatología e hidrología. Estudio Integral de las cuencas de los Ríos Chama y Capazón. Sub – Proyecto N°. II. Instituto de Geografía y Conservación de Recursos Naturales, ULA. Mérida.
- Aristigueta, L. 1964. Compositae (Vernonieae – Eupatorieae – Astereae – Anuleae). En Lasser, T. (Ed.), Flora de Venezuela. Instituto Botánico, Dirección de Recursos Naturales Renovables, MAC. Caracas, Venezuela. 10 (02): 1 - 483
- Arzac, A. 2008. Distribución espacial de formas de vida de plantas en un gradiente altotérmico en Los Andes Tropicales. Trabajo Especial de Grado. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias. Mérida, Venezuela. 102 pag.
- Ataroff, M. y Sarmiento, L. 2004. Las unidades ecológicas de los Andes de Venezuela. En: La Marca, E., Soriano, P. (Ed.). Reptiles de Los Andes de Venezuela. Fundación Polar, Codepre-ULA, Fundacite-Mérida, Biogeos, Mérida, pp. 9-26.
- Azócar, A y Rada, F. 1993. Ecofisiología de plantas de la alta montaña andina. En: Azócar, A. (Ed.). Respuestas ecofisiológicas de plantas de ecosistemas tropicales. Ediciones del CIELAT, Universidad de Los Andes, pp. 82-110.
- Azócar, A. y Fariñas, M. 2003. Páramos. En: Aguilera, M., Azócar, A., González-Jiménez, E. (Ed.). Biodiversidad en Venezuela. Tomo II. FONACIT-Fundación Polar, Caracas, pp. 716-733.

V. Referencias bibliográficas

- Azócar, A. y Rada, F. 2006. Ecofisiología de plantas de páramo. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 182 pag.
- Baruch, Z. 1979. Elevation differentiation in *Espeletia schultzii* (Compositae), a giant rosette plant of the venezuelan paramos. *Ecology*. 60 (1): 85-98.
- Baruch, Z. y Smith, A. 1979. Morphological and physiological correlates of niche breathe in two species of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Acta Oecologica*. 19: 73-79.
- Becker, A., Körner, C., Brun, J., Guisan, A. y Tappeiner, U. 2007. Ecological and land use studies along elevational gradients. *Mountain research and development*. 27 (1): 58-65.
- Briceño, B., Azócar, A., Fariñas, M. y Rada, F. 2000. Características anatómicas de dos especies de *Lupinus* de Los Andes Venezolanos. Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. *Pittieria* 29-30(1): 21-35.
- Briceño, B. y Morillo, G. 2002. Catálogo abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte I. Dicotiledóneas (Magnoliopsida). *Acta Botánica Venezuelica*. 25 (1): 1-46.
- Castrillo, M. (2006). Fotosíntesis en tres poblaciones altitudinales de la planta andina *E. schultzii* (Compositae). Dpto. Biología de Organismos. Universidad Simón Bolívar. *Rev. Biol. Trop.* 54 (4). Caracas, Venezuela.
- Choler, P. 2005. Consistent shifts in alpine plant traits along a mesotopographical gradient. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 37 (4): 444-453.
- Cuatrecasas, J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. Revista de la academia colombiana de ciencias exactas, físicas y naturales. 10: 221-268.
- Cuatrecasas, J. 1968. Paramo vegetation and its life forms. En: Troll, C. (Ed.). Geocology of the mountains regions of the tropical Americas, pp. 163-186. Proceedings of the UNESCO Mexico Symposium.

V. Referencias bibliográficas

- Cuatrecasas, J. 1976. A new subtribe in the Heliantheae (Compositae): Espeletiinae. *Phytologia* 35: 43-61.
- Cuatrecasas, J. 1979. Comparación fitogeográfica de páramos entre varias cordilleras. En: Salgado-Labouriau, M. (Ed.). El medio ambiente páramo. Caracas: UNESCO-IVIC.
- Cuatrecasas, J. 1987. Clave diagnóstica de las especies de *Ruilopezia* (Espeletiinae, Heliantheae, Compositae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 44 (2): 401-419.
- Cuatrecasas, J. 1996. Clave provisional de las especies del género *Espeletiopsis* Cuatrec. (Espeletiinae, Compositae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 54 (1): 370-377.
- Durán, C. 1992. Proyecto integral de manejo para la cuenca alta Uribante – Caparo y Estado Mérida. M.A.R.N.R. Dirección Regional 12. Mérida. Venezuela.
- Estrada, C. y Monasterio, M. 1988. Ecología poblacional de una roseta gigante, *Espeletia spicata* Sch. Bip. (Compositae), del Páramo Desértico. *Ecotrópicos* 1 (1): 25-39.
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C. y Laurent, G. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15: 688-695.
- Gates, DM. 1980. *Biophysical Ecology*. Springer-verlag. NY, USA.
- Goldstein, G. y Meinzer, F. 1983. Influence of insulation dead leaves and low temperatures on water balance in an Andean giant rosette plant. *Plant, Cell and Environment*, 6: 649-656.
- Goldstein, G., Meinzer, F. y Monasterio, M. 1984. The role of capacitance in the water balance of Andean giant rosette species. *Plant, Cell and Environment*, 7: 179-186.
- Goldstein G., Rada F. y Azócar A. 1985. Cold hardness and supercooling along an altitudinal gradient in Andean giant rosette species. *Oecologia* 68: 147-152.

V. Referencias bibliográficas

- Goldstein, G., Rada, F., Canales, J. y Zabala, O. 1989. Leaf gas exchange of two giant caulescent rosette species. *Acta Oecologica - Oecologia Plantarum* 10: 359-370.
- Guisan, A. y Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*. 8: 993-1009.
- Hastenrath, S. 1979. Clima y sistemas glaciales tropicales. En: Salgado-Labouriau, M. (Ed.). El medio ambiente páramo. IVIC. Caracas, Venezuela, pp. 47-53
- Hedberg, O. 1964. Features of afroalpine plant ecology. *Acta Phytogeographica Suecica*. 49: 1-44.
- Hernández, L. 2006. Distribución de seis especies de plantas bajo escenarios de cambio climático, por temperatura, en un páramo de Mérida. Trabajo Especial de Grado. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias. Mérida, Venezuela. 89 pag.
- Hofstede, R. 2003. Los páramos en el mundo: su diversidad y sus habitantes. En: Hofstede, R., Segarra, P., y Mena, P., (Ed.). Los páramos del mundo. Proyecto atlas mundial de los páramos. Global Peatland Initiative/ NC- IUCN/ *EcoCiencia*, pp.15-38.
- Jahn, A. (1931). Los páramos venezolanos. Sus aspectos físicos y su vegetación. En boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Caracas, Venezuela.
- Kessler, M. 2002. The elevational gradient of Andean plant endemism: varying influences of taxon-specific traits and topography at different taxonomic levels. *Journal of Biogeography* 29: 1159-1166.
- Lauer, W. 1979. La posición de los páramos en la estructura del paisaje de Los Andes Tropicales. En: Salgado-Labouriau, M. (Ed.). El Medio Ambiente Páramo. IVIC. Caracas, Venezuela.
- Márquez, E. 2002. Distribución altitudinal de gramíneas del Páramo como respuesta a las rutas metabólicas y los mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas. Tesis de Maestría. Postgrado de Ecología Tropical, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- Meinzer, F. y Goldstein, G. 1985. Some consequences of leaf pubescence in the Andean giant rosette plant *Espeletia timotensis*. *Ecology*, 66(2): 512-520.

- Meinzer, F. y Goldstein, G. 1986. Adaptations for water and thermal balance in Andean giant rosette plant. En: TH Givnish (Ed.): *On the Economy of plant form and function*, pp. 381-411.
- Meinzer, F., Goldstein, G. y Rundel, PH. 1985. Morphological changes along an altitude gradient and their consequences for an Andean giant rosette. *Oecologia*, 65: 278-283.
- Meinzer, F., Goldstein, G. y Rada, F. 1994. Páramo microclimate and leaf thermal balance of giant rosette plants. Capítulo 3. En: Rundel, P.W., Smith, A.P., Meinzer, F. (Eds.). *Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 45-59.
- Monasterio, M. 1979. El páramo desértico en el altiandino de Venezuela. En: Salgado-Labouriau, M. (Ed.). *El medio ambiente páramo*. Ediciones del CIET-IVIC/MAB-UNESCO. Caracas, pp. 117-146.
- Monasterio, M. 1980a. Los Páramos Andinos como región natural. Características biogeográficas generales y afinidad con otras regiones andinas. En: Monasterio, M. (Ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Editorial de la Universidad de Los Andes. Mérida, pp. 15-27.
- Monasterio, M. 1980b. Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. En: Monasterio, M. (Ed.): *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Editorial de la Universidad de Los Andes. Mérida, pp. 93 – 158.
- Monasterio, M. 1986. Adaptative strategies of Espeletia in the Andean desert páramo. In: Vuilleumier F. y Monasterio M. (Ed.). *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, Oxford, pp. 49-80.
- Monasterio, M. y Molinillo, M. 2003. Venezuela En: Hofstede, R., Segarra, P. y P. MENA (Ed.). *Los Páramos del Mundo. Proyecto Atlas Mundial de los Páramos*. Global Peatland Initiative/ NC- IUCN/ *EcoCiencia*, pp. 205-236.
- Monasterio, M. y Reyes, S. 1980. Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes Venezolanos. En: Monasterio M. (Ed.). *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Universidad de Los Andes, Mérida, pp. 47-91.

V. Referencias bibliográficas

- Monasterio, M. y Sarmiento, L. 1991. Adaptive radiation of *Espeletia* in the cold Andean tropics. *Trends in Ecology & Evolution* 6(12): 387-391.
- Orozco, A. 1986. Economía hídrica en rosetas juveniles de *Espeletia* en el Páramo desértico. Tesis de Maestría. Postgrado de Ecología Tropical. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias. Mérida, Venezuela.
- Programa Andes Tropicales en Los Pueblos del Sur. 2009. [Página web en línea]. Disponible en: [http:// www.wordpress.com](http://www.wordpress.com).
- Rada, F. 1983. Mecanismos de resistencia a temperaturas congelantes en *Espeletia spicata* y *Polylepis seríceea*. Tesis de Maestría. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 130 pag.
- Rada, F., Goldstein, G., Azócar, A y Meinzer, F. 1985. Freezing avoidance in Andean giant rosette plants. *Plant, Cell and Environment*. 8: 501-507.
- Rada, F., Goldstein, G., Azócar, A y Torres, F. 1987. Supercooling along an altitudinal gradient in *Espeletia schultzii*, a caulescent giant rosette species. *Journal of experimental botany*. 188 (38): 491-497.
- Rada, F. 1993. Respuestas estomáticas y asimilatorias de CO₂ en plantas de distinta forma de vida a lo largo de un gradiente altitudinal en la alta montaña tropical venezolana. Tesis doctoral. Postgrado en Ecología Tropical. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- Rada, F., Azócar, A., González, J. y Briceño, B. 1998. Leaf gas exchange in *Espeletia schultzii* Wedd, a giant caulescent rosette species, along an altitudinal gradient in the Venezuelan Andes. *Acta Oecologica* 19: (1. 73-79).
- Rojas, A. 2008. Relaciones hídricas e intercambio de gases en *Coespeletia moritziana*, una roseta gigante del páramo desértico de Piedras Blancas, Mérida-Venezuela. Trabajo Especial de Grado. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias. Mérida, Venezuela. 62 pag.

V. Referencias bibliográficas

- Rosquete, C. 2004. Estudio del balance energético foliar en *Ruilopezia atropurpurea* (A.C Sm.) Cuatrec. (Especie no pubescente) y *Espeletia schultzii* Wedd. (Especie pubescente), en el Páramo Venezolano. Trabajo Especial de Grado. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias. Mérida, Venezuela. 62 pag.
- Sarmiento, G. 1987. Los principales gradientes ecoclimáticos en los andes tropicales. En: Ecología de Tierras altas, pp. 47-64. Anales del IV Congreso latinoamericano de botánica. Medellín, Colombia.
- Sanz-Elorza, M., Dana, E., González, A y Sobrino, E. 2003. Changes in the high-mountain vegetation of the Central Iberian Peninsula as a Probable sign of Global Warming. *Ann Bot* 92 (2): 273-280.
- Schubert, C. y Vivas, L. 1993. El Cuaternario en la Cordillera de Mérida. Universidad de Los Andes, Fundación Polar. Mérida, Venezuela. 355 pp.
- Shagam, R. 1969. Geología de Los Andes Merideños. Inf. Inédito Min. Energía y Minas. Dir. Geol; Div. Explor. Mérida.
- Silva, G. 2002. Clasificación de los pisos térmicos de Venezuela. *Revista geográfica venezolana*. 43 (2): 311-328.
- Silvertown, J. 1982. Introduction to plant population ecology. New York. Longman.
- Smith, A. 1974. Population dynamics and growing forms of *Espeltia* in the Venezuelan Andes. PhD Dissertation. Duke university, Durham North Carolina, pp. 240.
- Smith, A. 1980. The paradox of plant height in an Andean giant rosette species. *Journal of Ecology* 68: 63-73.
- Smith, A. 1994. Introduction to tropical alpine vegetation. En: Rundel, P., Smith, A. y Meinzer, F. (Eds). Tropical alpine environments. Plant form and function. Cambridge University Press, pp 1-20.

V. Referencias bibliográficas

- Sodja, I. 2001. Estudio florístico del Cerro Pozo Negro, Páramo de San José (Mérida - Venezuela). Trabajo Especial de Grado. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias. Mérida, Venezuela. 106 pag.
- Squeo, F., Rada, F., Azócar, A. y Goldstein, G. 1991. Freezing tolerance and avoidance in high tropical andean plants: is it equally represented in species with different plant height?. *Oecologia*, 86: 378-382.
- Walter, G. 2003. Plants in a warmer world. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 6 (3): 169-185.